

VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПРОДУКЦИОННО-  
ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ  
ВОДНЫХ  
ЭКОСИСТЕМ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ТРУДЫ

ТОМ 165

ПРОДУКЦИОННО-  
ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ  
ВОДНЫХ  
ЭКОСИСТЕМ

Под редакцией А. Ф. АЛИМОВА



ЛЕНИНГРАД  
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1987

УДК 577.472

**Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем / Под ред. А. Ф. Алимова. — Л.: Наука, 1987. — 239 с. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 165).**

В сборнике представлены работы отдельных авторов, в каждой из которых изложены современные представления по различным аспектам теории биологической продуктивности водных экосистем, активно разрабатываемой учениками и последователями Г. Г. Винберга. Материалы сборника и сделанные выводы имеют общеэкологический интерес, отражают современное состояние исследований по продуктивности различных водоемов и намечают пути дальнейшего развития теории биологической продуктивности водных экосистем и ее приложения к практике народного хозяйства. Библиогр. 699 назв. Ил. 71. Табл. 50.

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР  
О. А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия:

Я. И. СТАРОБОГАТОВ (отв. редактор серии), С. Я. ЦАЛОЛИХИН (зам. отв. редактора), Ю. С. БАЛАШОВ, Л. Я. БОРКИН, И. С. ДАРЕВСКИЙ,  
И. М. КЕРЖНЕР, В. А. ЗАСЛАВСКИЙ, М. Г. ПЕТРУШЕВСКАЯ,  
В. А. ТРЯПИЦЫН, И. М. ФОКИН

Рецензенты:

А. Н. ГОЛИКОВ, В. В. МЕНШУТКИН



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследования по биологической продуктивности экологических систем пресноводных и морских водоемов стали ключевыми в современной гидробиологии. Они охватывают практически все элементы процессов биологического круговорота веществ и трансформации энергии в водных экосистемах. Можно смело сказать, что некоторые разделы этой проблемы уже сейчас превращаются в целые научные направления. Это, например, справедливо по отношению к первичной продукции водоемов, или продукции зоопланктона. К настоящему времени исследователями продукционного направления достигнуты вполне определенные успехи теоретического плана, результаты которых успешно используются в практике рыбного хозяйства, оценке качества вод, прогнозировании возможных изменений экосистем под влиянием антропогенных воздействий и т. п.

Важным этапом исследований продукционно-биологического направления в гидробиологии были пионерские работы чл.-кор. АН СССР проф. Г. Г. Винберга по первичной продукции водоемов, начатые им в 1932 г. на подмосковных озерах. В дальнейшем им были разработаны и применены в практике исследований энергетический принцип и балансовый подход к изучению водных экосистем, предложены методы оценки продукционных возможностей отдельных популяций и сообществ водных организмов. В результате последовательного применения этих принципов в гидробиологии сложилась и активно функционирует школа проф. Г. Г. Винберга.

Предлагаемая вниманию читателя книга представляет собой сборник работ учеников и последователей Г. Г. Винберга, в которых отражены современное состояние и итоги многолетних исследований различных разделов и аспектов теории биологической продуктивности водоемов, намечены пути дальнейших работ в этом направлении.



Редакционная коллегия обратилась с просьбой к проф. Г. Г. Винбергу — главе школы продукционной гидробиологии — предоставить для опубликования в этом сборнике одну из его рукописных работ и получила его любезное согласие. Поэтому сборник открывает большая и содержательная статья Г. Г. Винберга, в которой рассматривается один из важных для продукционных исследований вопрос — связь онтогенетического развития гидробионтов с температурой внешней среды. Остальные статьи сборника охватывают все основные разделы теории биологической продуктивности водоемов и тесно связанные с ними различные аспекты экологической физиологии гидробионтов.

Авторы с большим удовлетворением посвящают свой труд проф. Г. Г. Винбергу в связи с его 80-летним юбилеем.

В подготовке рукописи к печати большая работа была проведена сотрудниками Зоологического института АН СССР Р. Н. Комаровской, Е. А. Поляковой, О. Г. Паршковой, за которую авторы выражают им искреннюю благодарность.



# ЗАВИСИМОСТЬ СКОРОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

*Г. Г. Винберг*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

1. Зависимость скорости индивидуального развития от температуры несчетное число раз освещалась в биологической литературе. Материалы по этому вопросу невообразимо велики, но все еще находятся в неупорядоченном состоянии, несмотря на то, а возможно и вследствие того, что для выражения зависимости скорости развития от температуры прибегают к многим разным математическим приемам. Все еще нет общепринятой концепции, которая бы позволила рассмотреть этот вопрос с единой позиции и открыла путь к единообразному представлению эмпирических данных, их обобщению и эффективному использованию при решении многих общетеоретических и прикладных вопросов биологии.

В данной работе рассматривается экологический аспект проблемы, по отношению к которому основное значение имеет скорость развития в пределах интервала толерантных температур. В идеале экологически толерантными для данного объекта следует называть температуры, неограниченно долгое пребывание при которых не нарушает его нормальной жизнедеятельности. В практике исследований при установлении границ термотолерантного интервала встречаются с многими затруднениями. Во-первых, положение на температурной шкале верхней и нижней границ толерантных температур может быть определено только по отношению к особям, вполне акклиматизированным к предельно высоким или предельно низким для данного объекта температурам. Во-вторых, разным жизнепроявлениям, а в некоторых случаях и разным стадиям развития, соответствуют разные интервалы толерантных температур. Так, энергетический обмен идет без заметных нарушений в более широком интервале температур, чем питание и рост. В-третьих, пределы толерантных температур зависят от условий среды обитания, например в солоноватых водах — от солености воды. В-четвертых, неблагоприятные последствия влияния температур, выходящих за пределы толерант-

ных для данного объекта, могут быть замечены только за некоторый, достаточно большой срок наблюдений, что во многих случаях трудноосуществимо. В-пятых, когда ограничиваются наблюдениями за начальными стадиями развития, получают более широкий интервал толерантных температур, чем в случае наблюдения и за более поздними его стадиями. Так, крайние температуры, при которых еще возможно развитие икры рыб, вплоть до выклева, не обеспечивают выживание личинок и мальков. При крайних температурах, еще допускающих, казалось бы, вполне нормальное развитие личинок насекомых, окукливание и вылет имаго могут не произойти.

При близких к граничным температурах снижаются показатели эффективности развития особи, такие как коэффициент использования энергии ассимилированной пищи на рост ( $K_2$ ). Соответственно повышается общее количество кислорода, потребленного за данную стадию развития. По мере приближения к границам интервала толерантных температур резко снижается процент особей, выживающих до определенной стадии развития, например процент выклева при развитии икры рыб. В этом проявляется не вполне идентичное отношение к температурным условиям особей популяции. Все это вносит неустранимую неопределенность в положение верхней и нижней границ между зонами термотолерантных и терморезистентных температур. Несмотря на это в качестве первого важнейшего принципа изучения зависимости биологических явлений от температуры должна быть принята необходимость строго различать влияния температуры в пределах толерантного интервала и за его пределами. В первом случае рассматриваемый биологический процесс при каждой данной температуре неограниченно долго идет с постоянной скоростью, во втором, вследствие нарушающего действия температур, выходящих за пределы нормальных для данного объекта, скорость изучаемого явления зависит от времени наблюдения. Не менее важно, что она зависит также и от морфофизиологических последствий пребывания при неблагоприятных температурах. Иначе говоря, влияние температуры на скорость развития может быть отделено от влияния сопутствующих ей факторов, изучено на строгой основе и адекватно количественно выражено только в пределах интервала толерантных температур. Поэтому способы количественного представления зависимости скорости индивидуального развития от температуры, которые в равной степени передают скорость развития в пределах толерантных температур и за их пределами (Janisch, 1927; Pradhan, 1943, — цит. по: Bottrell, 1975), не имеют перспектив широкого применения для экологических целей и ниже не рассматриваются.

2. Материалы работ последнего времени, среди которых особенно видное место занимают исследования И. В. Ивлевой (1981), привели к коренному пересмотру господствовавших общих представлений о зависимости от температуры скорости процессов обмена веществ, в первую очередь скорости потребления кисло-



рода. Совокупность имеющихся данных заставляет признать, что при полной акклимации к температурным условиям у всех представителей животного мира в пределах толерантных температур зависимость скорости энергетического обмена от температуры одинакова. Впредь до возможных дальнейших уточнений ее следует передавать средней величиной температурного коэффициента  $Q_{10}=2.25$  или соответствующими величинами других параметров показательной (экспоненциальной) функции температуры:  $Q_1 = Q_{10}^{0.1} = 1.0845$ ,  $k = \ln Q_{10}^{0.1} = 0.0811$  и т. д. (Винберг, 1983).

Обсуждаемые ниже материалы не оставляют сомнений в том, что скорость индивидуального развития иначе зависит от температуры, чем скорость метаболизма. Это утверждение следует считать вторым важнейшим принципом изучения закономерной зависимости скорости биологических явлений от температуры.

3. При изучении зависимости от температуры скорости метаболизма имеют дело со стационарным процессом, скорость которого может быть измерена за краткое время. На протяжении опыта при каждой данной температуре объект остается в неизменном состоянии. При выяснении зависимости от температуры онтогенеза измеряют не скорость, а продолжительность некоторого этапа развития, на протяжении которого состояние объекта изменяется. Для определения продолжительности развития нужно значительное время, в течение которого должно быть выполнено требование «прочих равных условий». Соблюдение этого требования облегчается при выяснении продолжительности развития стадий онтогенеза без внешнего питания. Прежде всего это эмбриональное развитие и развитие куколок насекомых.

Для установления продолжительности развития питающихся стадий приходится культивировать объект изучения. Условия в культурах при разных температурах практически невозможно поддерживать идентичными. Равные концентрации пищи, равные объемы сосудов, равная скорость смены среды и т. д. при разных температурах означают не равные, а разные условия обитания по отношению к оптимальным при данной температуре. Поэтому результаты культивирования, в особенности длительного, всегда в большей или меньшей мере зависят не только, а часто и не столько от температуры, как от сопутствующих ей факторов (Винберг, 1937). Тем не менее в некоторых даже новейших работах результаты культивирования при разных температурах безоговорочно и безосновательно относят к непосредственному действию температуры, что препятствует правильному пониманию ее истинной роли как экологического фактора. Безусловная необходимость строго отличать непосредственное, или прямое, влияние температуры от косвенного ее влияния через сопутствующие факторы и условия должна рассматриваться как третий важнейший принцип изучения зависимости скорости развития от температуры.

4. Закономерную зависимость развития от температуры легче обнаружить и сформулировать, если пользоваться не продолжи-

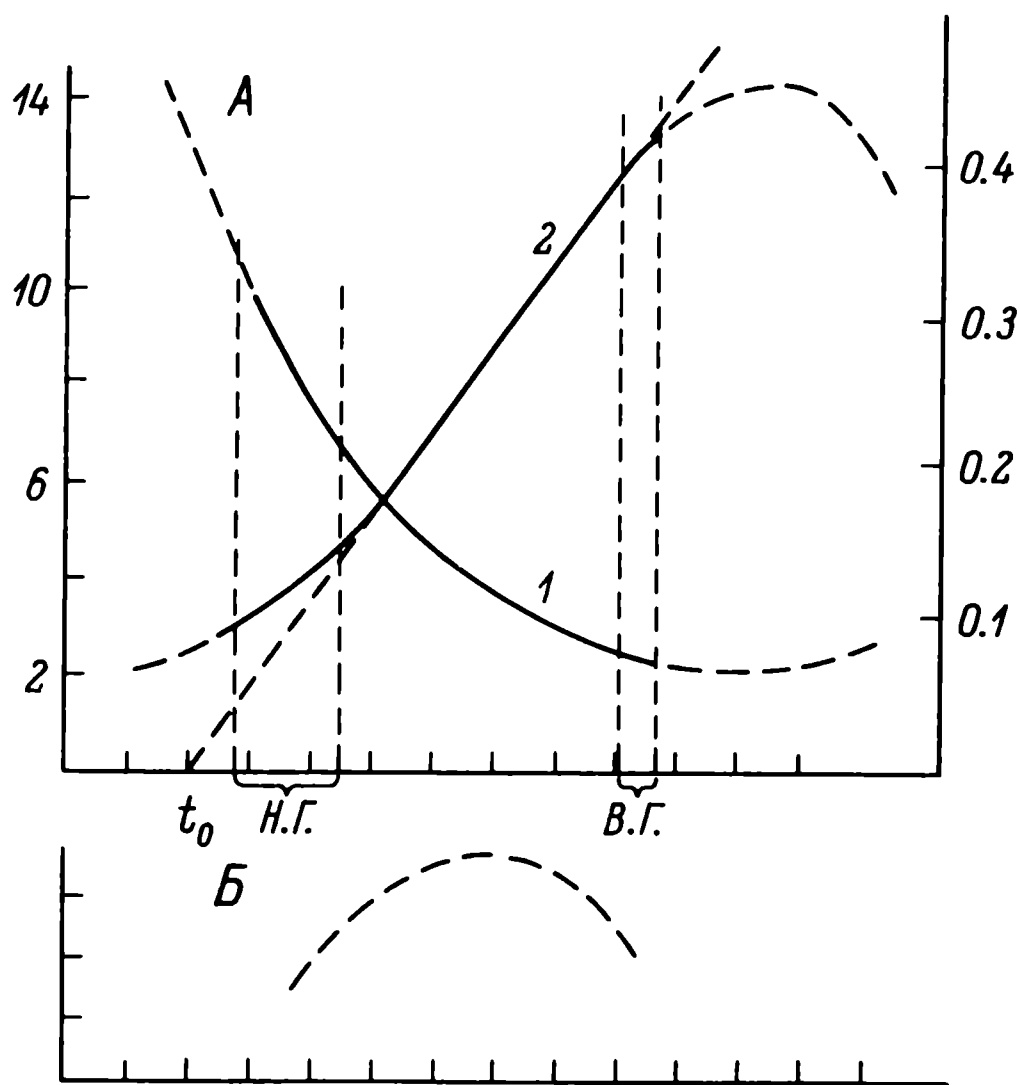


Рис. 1. Схема соотношения продолжительности (1) и скорости (2) онтогенетического развития (в условных единицах).

Сплошные линии — скорость и продолжительность развития в границах толерантных температур, прерывистые — за их границами. Вертикальные прерывистые линии показывают положение нижней (н. г.) и верхней (в. г.) границ толерантных температур (пояснение в тексте). На оси абсцисс — температура ( $t$ , °C) и эффективная температура ( $t_s = t - t_0$ ). На оси ординат: слева — продолжительность развития, справа — скорость развития. Успешность развития приведена в условных единицах при разных температурах, например процент выживших особей до конца рассматриваемой стадии развития.

тельностью развития  $D$ , а обратной величиной — скоростью развития  $V = 1/D$ , которая означает, какая доля от продолжительности развития рассматриваемой его стадии или этапа приходится на единицу времени.

Со времени классической работы Крога (Krogh, 1914), проследившего скорость развития куколок мучного жука при разных температурах, известно, что зависимость  $V$  от  $t$  на графике выражается сигмоидальной или S-образной  $VT$ -кривой.<sup>1</sup> Сигмоидальная кривая зависимости скорости развития от температуры (рис. 1) выражает общую закономерность, которой следует скорость развития организмов самого разного систематического положения (рис. 2—4). Этому никем не оспариваемому важнейшему общему положению, которое должно быть основой выяснения закономерной зависимости скорости онтогенетического развития от температуры, до сих пор не уделялось должного внимания.

Б. М. Медников (1977) эти данные ошибочно приписал Пюттеру.



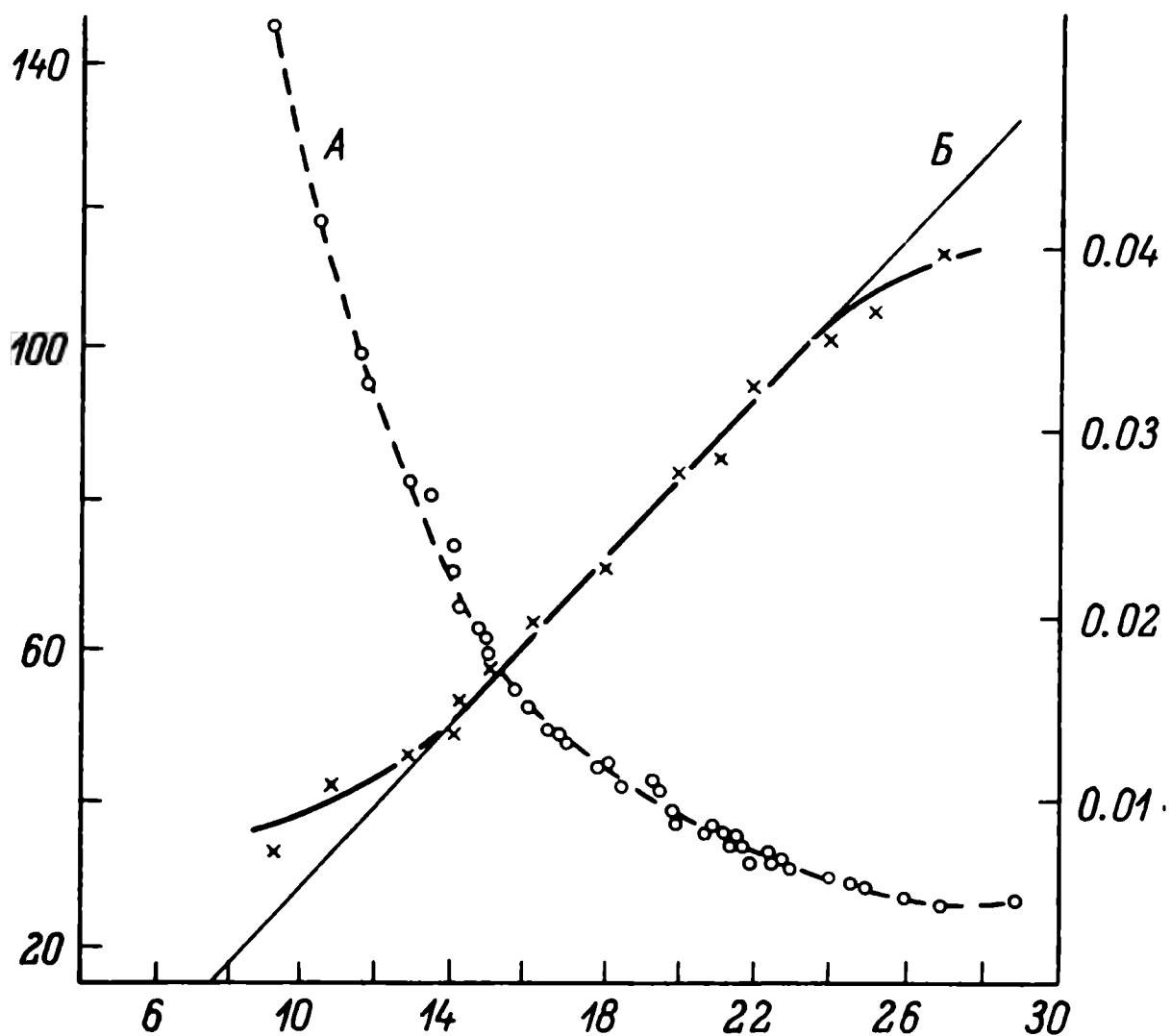


Рис. 2. Продолжительность одного деления яйца севрюги при разных температурах (А) (Гинзбург, Детлаф, 1969).

Те же данные представлены в виде зависимости от температуры скорости развития (Б). Прямая, проведенная «на глаз», указывает  $t \cong 7.5^\circ \text{C}$ . На оси абсцисс — температура,  $^\circ \text{C}$ ; на оси ординат: слева — продолжительность деления, мин; справа — скорость развития,  $\text{мин}^{-1}$ .

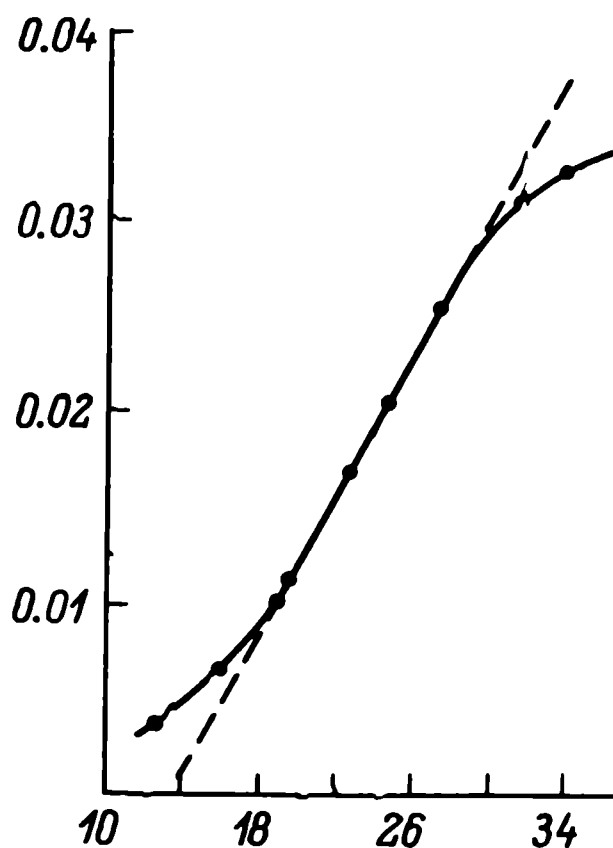


Рис. 3. Скорость развития куколки комара *Aedes taeniorhynchus* при разных температурах.

При  $13^\circ \text{C}$  смертность 91 %, при  $16-20^\circ \text{C}$  — 10—20, при  $24-36^\circ \text{C}$  меньше 4 % (Nielson, Evans, 1960). На оси абсцисс — температура,  $^\circ \text{C}$ ; на оси ординат — скорость развития,  $\text{ч}^{-1}$ . Объяснение в тексте.

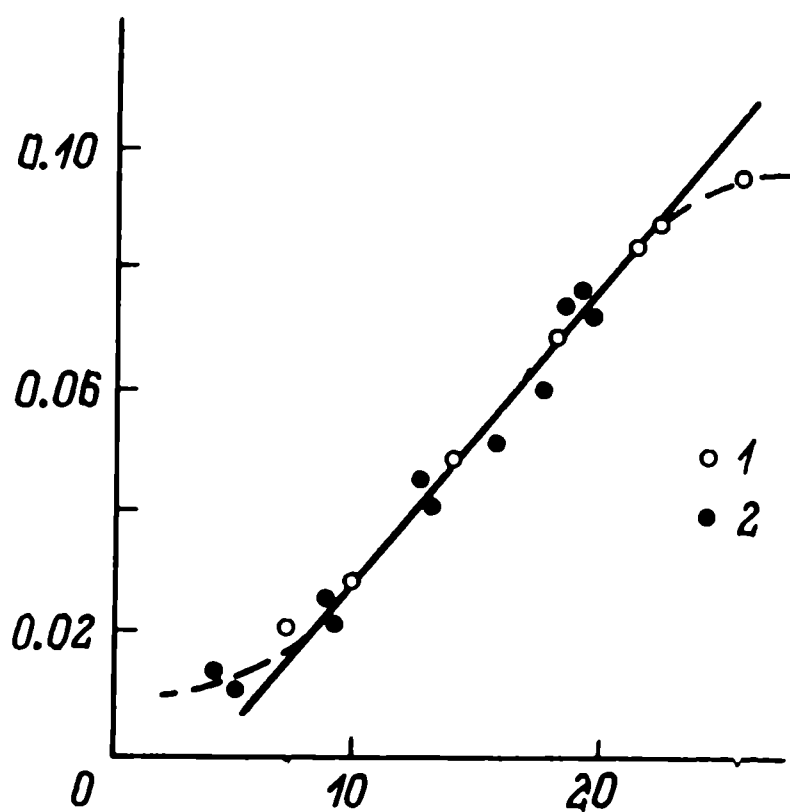


Рис. 4. Скорость развития яиц *Asellus aquaticus* при разных температурах.

1 — результаты В. Е. Рошина (1980), 2 — данные других авторов. Прямая рассчитана по уравнению  $V = (t - 4.7) / 220$ . На оси абсцисс — температура,  $^\circ \text{C}$ . На оси ординат — скорость развития,  $\text{сут}^{-1}$ .

В учебниках экологии неизменно упоминается работа Давидсона (Davidson, 1944), выразившего зависимость от температуры ( $t$ ) скорости эмбрионального развития дрозифил с помощью логистического уравнения

$$V = k / (1 + e^{a-bt}),$$

где  $a$  и  $b$  — константы, которому соответствует сигмоидальная  $VT$ -кривая.<sup>2</sup>

Еще в 1932 г. Лейнер (Leiner, 1932) опубликовал результаты своих тщательно выполненных наблюдений за развитием икры трехиглой колюшки (*Gastroteus aculeatus*) в широком интервале температур ( $t$ ) от 8 до 27 °С. Установленную ниспадающую вогнутую кривую зависимости  $D$  (сут) от  $t$  он выразил отрицательной экспоненциальной функцией  $D-4$  от  $(22^\circ - t)$ , представив ее как  $D = 4 + 1.26^{(22-t)}$

Линдрот (Lindroth, 1946), воспользовавшись предложенным Лейнером приемом, свои наблюдения над развитием икры щуки (от 8 до 18 °С) выразил уравнением  $D = 4 + 1.26^{(19-t)}$ . В той же работе по данным указанных ниже авторов он получил уравнения для икры карпа ( $D = 1.9 + 1.26^{(22-t)}$ , — Yamamoto, 1933), радужной форели ( $D = 15 + 1.26^{(23-t)}$ , — Kawajiri, 1927b), *Leuciscus hakuensis* ( $D = 1.7 + 1.17^{(22.5-t)}$ , — Nakai, 1928a, 1928b). В недавнее время немногие полученные при 1.6 и 5.6—6.9 °С величины продолжительности развития икры *Coregonus wartmanni* и *C. fera* Браум (Braun, 1964, 1978), ссылаясь на уравнение Линдрота, счел возможным выразить как  $D = 15 + 1.26^{(20.7-t)}$

Ни Лейнер, ни Линдрот, ни Браум не заметили, что уравнение, которым они пользовались, выраженное в виде  $1/D = V = f(t)$ , представляет собой вариант логистического уравнения и графически изображается сигмоидальной  $VT$ -кривой (рис. 5). Позднее

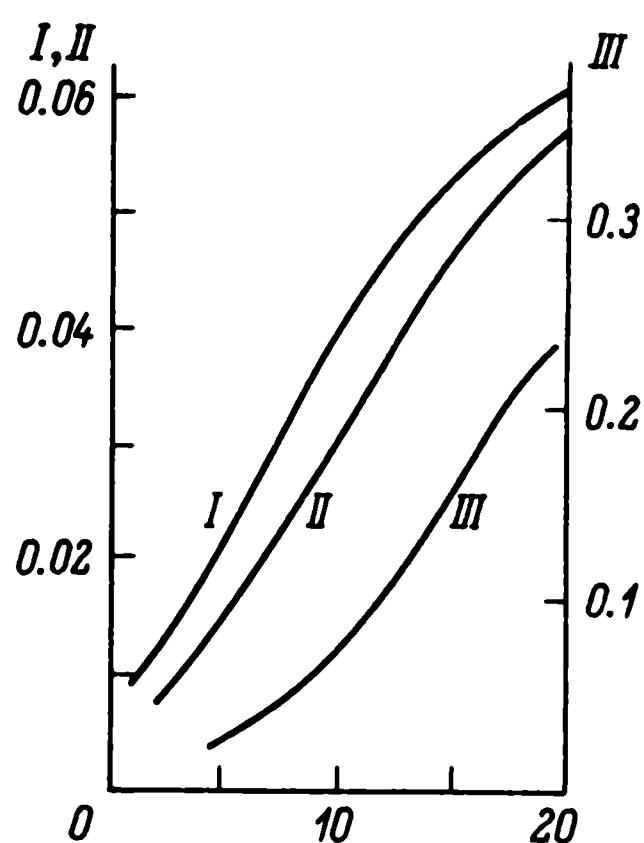


Рис. 5. Скорость развития икры при разных температурах.

I — *Coregonus wartmanni*,  $V = 1 / (15 + 1.26^{20.7-t})$ ; II — *Salmo gairdneri*,  $V = 1 / (15 + 1.26^{23-t})$ ; III — *Esox lucius*,  $V = 1 / (4 + 1.29^{19-t})$ . Кривые рассчитаны по уравнениям, приведенным в работе Браума (Braun, 1978). На оси абсцисс — температура, °С; на оси ординат: слева и справа — скорость развития, сут<sup>-1</sup>

<sup>2</sup> Здесь и далее  $VT$ -кривой назван график, на оси абсцисс которого температура  $T$ , на оси ординат — скорость развития  $V$

Лиллелунд (Lillelund, 1967), детально изучивший зависимость развития икры щуки от  $t$ , не смог выразить свои данные уравнением Линдрота. По-видимому, логистическая кривая может служить для аппроксимации эмпирических данных только в очень узкой зоне оптимальных температур и соответственно на коротком, близком к линейному среднему участке сигмоидальной  $VT$ -кривой. Этот вопрос нуждается в специальном исследовании.

Формула логистической кривой и другие формулы, передающие кривую сигмоидальной формы, не получили распространения. Чаще всего эмпирические данные относятся либо к средней части сигмоидальной кривой, и тогда они могут быть переданы восходящей прямой, либо к левой и средней ее частям и могут быть переданы вогнутой кривой, которая в правой части переходит в прямую.

Значительно реже зависимость эмпирических величин  $V$  от  $t$  имеет вид выпуклой кривой. В этом случае либо в испытуемый интервал  $t$  входят высокие значения  $t$ , выходящие за пределы толерантных, либо имеют место некоторые особые обстоятельства. Например, по данным И. Ф. Митяниной (1980, 1983), зависимость от  $t$  скоростей эмбрионального и ювенильного развития *Daphnia magna* передается выпуклой кривой. Но в данном случае наблюдения относятся к дафниям, взятым из культур и длительное время содержавшимся при каждой из испытуемых температур. В результате в культурах, находившихся при высоких температурах, дафнии имели значительно меньшую массу тела, более низкую калорийность и пр. Нет сомнения, что эти различия обусловлены действием факторов, сопутствующих разным температурным условиям культивирования, как это еще в 1943 г. было отмечено Пратом (Pratt, 1943) по отношению к массовым лабораторным культурам *D. magna*. В равной мере это относится и к условиям индивидуального культивирования. Когда при разных сравниваемых температурах объекты наблюдений различаются по размерам тела и по другим особенностям, влияющим на скорость развития, последняя не может зависеть только от температуры. Следовательно, наблюдения, сделанные в этих условиях, непригодны для выяснения зависимости  $V$  от  $t$ .

В тех случаях, когда нет оснований допускать косвенное действие температуры, экологический интерес правой вогнутой части сигмоидальной  $VT$ -кривой ограничен тем, что она дает возможность судить о положении верхней границы толерантных температур.

5. Для понимания закономерной зависимости скорости развития от температуры основное значение имеет тот факт, что средняя, близкая к прямой, часть сигмоидальной  $VT$ -кривой относится к оптимальным для развития температурным условиям и охватывает если не весь интервал толерантных для данного объекта температур, то во всяком случае большую его часть. Приняв это во внимание, с необходимостью приходим к неоспоримому заключению, что в интервале температур, имеющих наибольший



экологический интерес, зависимость скорости онтогенетического развития от температуры может быть с практически достаточной точностью представлена линейной функцией, которой соответствует широко известное, имеющее большую историю правило сумм температур.<sup>3</sup>

Старинное правило сумм температур, выражающее линейную зависимость  $V$  от  $t$ , не пользуется популярностью в значительной мере вследствие того, что обычно рассматривают зависимость  $D$  от  $t$  и не замечают линейную или близкую к линейной связь  $V$  с  $t$ . Большое значение имеет также недооценка необходимости строго придерживаться интервала толерантных температур, к которому относится правило сумм температур. Впрочем, толерантные температуры не у всех видов полностью укладываются в пределы, соответствующие линейной части  $VT$ -кривой развития. В некоторых или даже во многих случаях к ним относится также и часть ее левой вогнутой ветви (см. ниже)

Признав, что либо на всем интервале толерантных температур, либо на значительной или большей его части  $V$  линейно зависит от  $t$ , приходим к важному заключению, что температурный коэффициент скорости, или продолжительности, развития в отличие от  $Q_{10}$  скорости энергетического обмена не может сохранять некоторую постоянную величину, так как при линейной связи  $V$  и  $t$  он находится в обратной зависимости от эффективной температуры  $t_s$ .

Действительно, приняв во внимание, что  $V_{t_s} = b_{t_s}$ , видим, что температурный коэффициент, отнесенный к разности  $t$  в  $1^\circ\text{C}$ ,

$$Q_1 = V_{t_s+1} / V_{t_s} = b(t_s+1) / b t_s = 1 + (1/t_s),^4$$

зависит только от  $t_s$  и не зависит от углового коэффициента, т. е. от наклона прямой  $V = f(t)$ .  $Q_1$  тем меньше, чем выше  $t_s$ . Каждой величине  $t_s$ , вернее каждому интервалу  $[t_s, (t_s+1)]$ , соответствует определенная величина  $Q_1$  независимо от скорости развития и независимо от того, в области высоких или низких температур располагаются толерантные для данного объекта температуры. Например, в интервале  $t_s$  ( $5, 6^\circ\text{C}$ )  $Q_1 = 6/5 = 1.2$  и

<sup>3</sup> Как известно, согласно правилу сумм температур, скорость развития находится в линейной зависимости от температуры:

$$V_t = (t - t_0) / S = (1/S)t - (1/S)t_0,$$

где  $(t - t_0)$  — эффективная температура, отсчитываемая от «условного биологического нуля»  $t_0$ , при котором  $V = 0$  (графически  $t_0$  — точка пересечения прямой  $V = f(t)$  с осью абсцисс),  $1/S$  — константа, равная скорости развития при  $t - t_0 = 1^\circ\text{C}$ ,  $S = D_t(t - t_0)$  — константа (сумма градусо-дней или градусо-часов), численно равная расчетной величине продолжительности развития при эффективной температуре  $1^\circ\text{C}$ . Когда линейная связь  $V$  и  $t$  записана в форме  $V = a + bt$ , то легко найти  $b = 1/S$  и  $a = -(1/S)t_0 = -bt_0$ .

<sup>4</sup> Ранее (Винберг, 1968) этот коэффициент и другая величина — температурная поправка — обозначались  $q$ . Здесь по примеру ряда авторов использован символ  $Q_1$ .

$Q_{10}=6.19$ , в интервале  $t_3$  (25, 26 °C)  $Q_1=26/25=1.04$  и  $Q_{10}=1.48$ .<sup>5</sup> Когда наблюдения относятся к малым  $t_3$ , получают высокие величины температурных коэффициентов. Это дает повод заключить, что обитание при низких температурах сопровождается высокими  $Q_{10}$  (см. напр.: Хмелева, Голубев, 1984, с. 73).

Второе важное следствие линейной зависимости  $V$  от  $t$  — возможность определить  $t_0$ . Величина  $t_0$  находится в закономерной и характерной зависимости от температурных условий, к которым конституционально адаптирован объект исследования. В водной фауне зоны умеренного климата преобладают виды,  $t_0$  которых в зависимости от их большей или меньшей теплолюбивости находится в пределах 5—10 °C, у тропических видов  $t_0$  имеет более высокие величины, например 15 °C и выше. Так, у креветки *Macrobrachium nipponensis* тропического происхождения  $t_0$  эмбрионального развития определено равным 18 °C (Аляхнович, 1983); у обитающего в Индии брюхоногого моллюска *Indoplanorbis exustus*, как можно видеть по данным Гела и Таршара (Goel, Tarshar, 1979),  $t_0 \cong 17$  °C. У представителей холодноводной фауны нередко  $t_0 < 0$  °C. Так, для развития яиц поденки *Rhithrogena loyolaea*, личинки которой живут в холодных высокогорных речках, найдено  $t_0 \cong -12$  °C (Humpesch, Elliot, 1980), в то время как по данным того же автора легко видеть, что у широко распространенных в Европе видов  $t_0$  — в пределах от 5 до 10 °C (Humpesch, 1980; Waringer, Humpesch, 1984). По результатам наблюдений Г. Л. Васильевой и В. Л. Никулина (1974) за продолжительностью развития яиц коловраток озера Байкал (*Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicotia longispina*) в пределах 1—14 °C нетрудно определить, что  $t_0 \cong -5.5$  °C. В то же время наблюдения за развитием яиц *K. cochlearis* в высокоарктическом озере Чар (Rigler, Cooley, 1974) трудно согласовать со столь низким положением  $t_0$ . По определениям Пурьо (Pourriot, Deluzarches, 1971), относящимся к лабораторным культурам коловраток,  $t_0$  эмбрионального и постэмбрионального развития 12 изученных видов находится в пределах 1.7—10.7 °C, в их числе у *K. quadrata* оно равно 2.2 °C.

<sup>5</sup> Вместо  $Q_1$  можно пользоваться  $Q_{10} = Q_1^{10}$ . В случае линейной, как и любой другой функции, кроме показательной, коэффициент  $Q_{10}$ , рассчитанный как  $Q_{10} = Q_1^{10}$ , передает ускорение с температурой только в данном 1-градусном интервале. Величины  $Q_{10}$ , рассчитанные как

$$Q_{10} = V_{t_3+10}/V_{t_3} = (t_3+10)/t_3$$

или как

$$Q_{10} = (V_{t_3+n}/V_{t_3})^{10/n} [(t_3+n)/t_3]^{10/n},$$

представляют собой среднее значение  $Q_{10}$  для интервала  $[t_3, (t_3+n)]$ . При линейной зависимости  $V$  от  $t$   $Q_{10}$  и  $Q_1$  имеют тем меньшую величину, чем больше  $t_3$ . Например, в интервале  $t_3$  [5, 13 °C]  $Q_{10} = (13/5)^{10/8} = 3.30$ , в интервале  $t_3$  [25, 33 °C]  $Q_{10} = (33/25)^{10/8} = 1.41$  и т. д.

Немногих приведенных примеров достаточно, чтобы привлечь внимание к определению и изучению положения  $t_0$  на температурной шкале, которое хорошо передает конституциональную адаптированность вида к температурным условиям. Несомненно, что при систематическом изучении этого вопроса, которым до сих пор пренебрегали, встретятся многие еще не выясненные его стороны. Например, предстоит выяснить, насколько смещается  $t_0$  при акклимации к разным температурным условиям, в какой мере на положении  $t_0$  отражаются генетически обусловленные различия отдельных внутривидовых популяций и пр.

Весьма важно иметь в виду, что положение  $t_0$  может быть определено, не только когда все эмпирически найденные величины  $V$ , располагаются по прямой, но и во всех случаях, когда различим средний, близкий к линейному участок сигмоидальной  $VT$ -кривой, часто представленный правой частью вогнутой  $VT$ -кривой.

6. Несмотря на то что возможность линейной аппроксимации среднего участка сигмоидальной  $VT$ -кривой онтогенетического развития не требует доказательств, есть смысл привести некоторые примеры, показывающие, как выражен у разных объектов ее средний, близкий к прямолинейному участок. Весьма поучительный пример линейной связи  $V$  и  $t$  у одноклеточных организмов продемонстрировал Фелпс (Phelps, 1946), располагавший чистой аксенической культурой инфузорий *Tetrahymena geleii*, осмотически питавшихся дрожжевым автолизатом. Инфузорий акклимировали к испытуемым температурам, при каждой из которых они росли с постоянной удельной скоростью (экспоненциально). Скорость деления была определена для 11 значений температуры от 7.82 до 28.58 °C. При 5—6 °C деления были нарушены, а при 32 °C делений не было. Замечательно, что во всем столь широком интервале наблюдалась линейная зависимость  $V$  от  $t$  (рис. 6).

Иной результат был получен в известной работе Митчела (Mitchell, 1929), согласно которой скорость деления *Paramecium aurelia* в интервале изученных температур (12.7—26.5 в первой

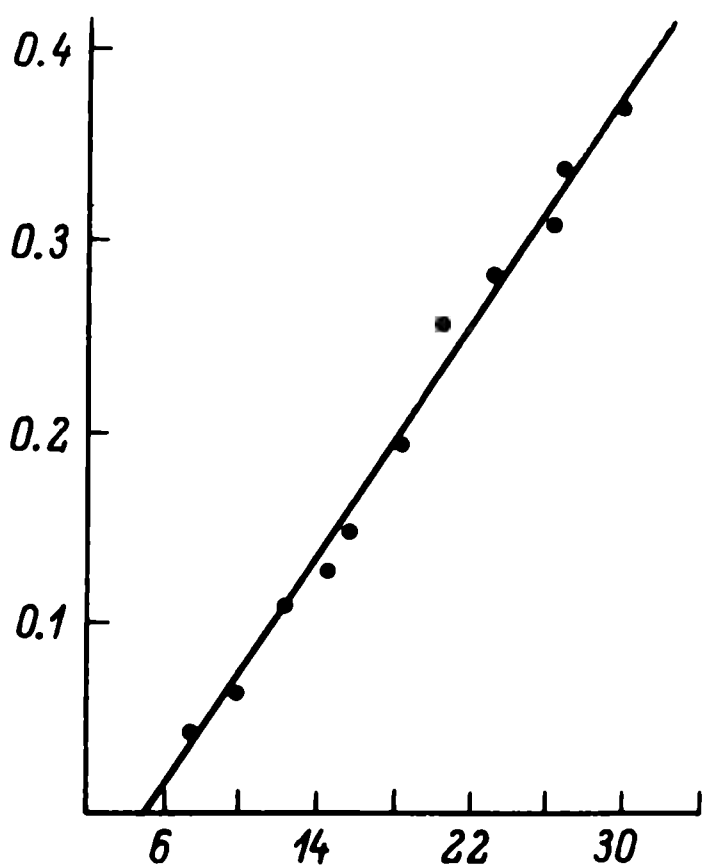


Рис. 6. Скорость деления инфузории *Tetrahymena geleii* при разных температурах (Phelps, 1946).

По материалам Фелпса рассчитано  $V = (-0.08623 \pm 0.00965) + (0.01536 \pm 10^{-5}) t^\circ$ ,  $r_{xy} = 0.997$ ,  $n = 11$ ;  $t_0 = 5.6$  °C. На оси абсцисс — температура, °C; на оси ординат — длительность развития, ч<sup>-1</sup>.



и 13.5—24.7 °С во второй сериях наблюдений) могла быть передана константными и очень высокими величинами  $Q_{10}$  — соответственно 4.0 и 3.7. Фелпс обратил внимание на то, что Митчел и другие авторы пользовались культурами, содержащими бактерии и другие организмы. Он вполне справедливо заметил, что в таких смешанных культурах темп делений не может зависеть только от температуры и должен отражать также и влияние сопутствующих ей факторов, например неодинаковых при разных температурах трофических условий. Хорошо известно, что в культурах при высокой температуре парамеции имеют меньшие размеры. Поэтому сравнение темпа делений в культурах, ведущихся при разных температурах, не может дать верного представления о непосредственном, или прямом, влиянии температуры, не осложненном действием сопутствующих факторов.

Вопрос о зависимости скорости развития простейших от температуры сложен. Обширные литературные материалы ждут специального критического анализа. Здесь же достаточно сказать, что при определенных условиях в пределах толерантных температур и у представителей простейших наблюдают линейную зависимость  $V$  от  $t$ , как у 10 видов инфузорий, темп деления которых при 8.5, 12 и 20 °С был изучен Финлеем (Finlay, 1977). У *Ameoba proteus* в пределах 10—25 °С, согласно В. А. Сопиной (1978), «скорость размножения с повышением температуры от 10 до 25° увеличивается линейно». Однако в данном случае для объемов клеток была характерна резко выраженная обратная зависимость от температуры.

7. Линейная зависимость от температуры скорости развития Metazoa могла бы быть продемонстрирована практически неограничено большим числом примеров. Упомянем лишь немногие. Для ряда видов коловраток линейные уравнения  $V=f(t)$  для эмбрионального и постэмбрионального развития приведены в обстоятельном исследовании Пурьо и Делюзарша (Pourriot, Deluzarches, 1971).

К многим примерам линейной зависимости  $V$  от  $t$  у моллюсков принадлежат и рассматриваемые далее результаты наблюдений за эмбриогенезом *Lymnaea auricularia* (Salich et al., 1981).

Большой вес следует придать утверждению В. Е. Рощина (1980), что «для большинства видов ракообразных применимо правило сумм температур», так как этот вывод сделан на основе обобщения данных, относящихся к 149 видам высших и низших раков. Однако, не замечая непримиримого противоречия, В. Е. Рощин одновременно утверждает, что в зоне оптимальных температур «первая производная скорости развития с температурой» остается постоянной (см. его рис. 2), т. е. что в этой зоне  $V$  находится в экспоненциальной зависимости от  $t$ . Утверждение об экспоненциальной зависимости от  $t$  «продолжительности личиночного цикла в зоне температурного оптимума» встречаем также в книге Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева (1984), несмотря на то что на той же с. 69 находим несовместимое с ним утверждение,

что в этой зоне соблюдается правило сумм температур. Такие противоречия остаются незамеченными в силу того, что авторы, рассматривающие продолжительность развития, а не его скорость, имеют дело с нисходящей вогнутой кривой  $D=f(D)$ , которую при обычно сильном разбросе эмпирических точек представляется возможным приближенно передавать с помощью разных элементарных функций (показательной, гиперболической, степенной и т. д.) и даже, как ни удивительно, с помощью двух показательных уравнений — одного для интервала (0, 10 °С), другого для (10, 20 °С) (Хмелева, Голубев, 1984).

М. Б. Иванова (1983), собрав исчерпывающие материалы по скорости эмбрионального и постэмбрионального развития диаптомид, циклопид и ветвистоусых раков, пришла к заключению, что в пределах температурной толерантности вида изменение скорости развития может быть аппроксимировано прямой.

Применимость правила сумм температур к эмбриональному и постэмбриональному развитию личинок хирономид показана многими авторами (см. обобщающие работы: Мотыль, 1983; Тодераш, 1984). Таким образом, по меньшей мере во многих и даже в большинстве случаев скорость развития беспозвоночных самого разного систематического положения находится в линейной зависимости от температуры.

Это в равной мере относится и к развитию рыб. Из многих возможных приведем только один пример. Т. А. Детлаф с соавторами (1981) в итоге своих исключительно детальных исследований, не имеющих себе равных в мировой литературе, установили, как зависит  $D$  от  $t$  при эмбриональном развитии осетра, севрюги и белуги. На рис. 7 показано, что материалы по скорости эмбриогенеза осетра, выраженные в виде зависимости  $V$  от  $t$ ,

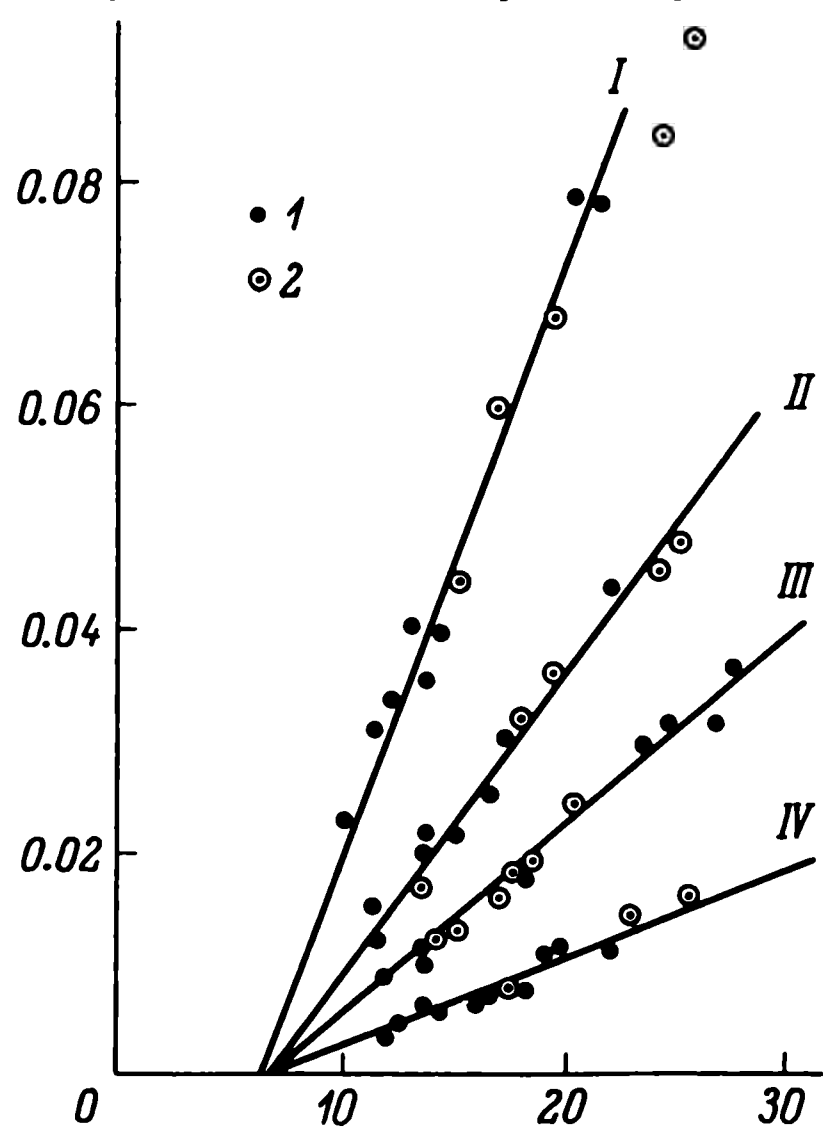


Рис. 7. Скорость развития зародышей черноморско-азовского осетра при разных температурах от осеменения до вылупления предличинок.

*I* — начало гаструляции, *II* — конец гаструляции, *III* — начало стадии слияния боковых пластинок, *IV* — начало вылупления предличинок. График построен по величинам длительности развития, снятым с рис. 65, А из книги Т. А. Детлафа с соавторами (1981). 1 — единичные точки, 2 — группа кучно расположенных точек. На оси абсцисс — температура, °С, на оси ординат — скорость развития, ч<sup>-1</sup>.

удивительно хорошо демонстрируют линейность этой связи и изохронность развития по отношению к температуре, т. е. одинаковую зависимость  $V$  от  $t$  на разных стадиях эмбриогенеза. С равным успехом это можно было бы показать и для скорости эмбриогенеза севрюги и белуги. Авторы этих выдающихся исследований обсуждали только зависимость  $D$  от  $t$ , не обратив внимания на то, что представление материалов в виде зависимости  $V$  от  $T$  существенно облегчило бы выяснение некоторых закономерностей, например освободило бы их от необходимости доказывать снижение  $Q_{10}$  при повышении  $t$ , что, как показано выше, представляет собой неизбежное следствие линейности функции  $V = f(t)$ .

8. Присущая данному виду закономерная зависимость скорости развития от температуры может быть достоверно установлена, только когда есть достаточное число повторных серий наблюдений одного или нескольких авторов. В этих случаях на графике получают поле точек, как это показано на рис. 8. Кривую, характеризующую зависимость  $V$  от  $t$ , можно получить статистическими методами, руководствуясь изложенными выше общими положениями. Это можно продемонстрировать, воспользовавшись работой А. С. Дуваровой (1980), которая собрала и представила в табличной форме данные советских авторов о продолжительности эмбрионального развития карпа, белого амура, белого и пестрого толстолобиков при разных температурах. По величинам, приведенным Дуваровой в ее табл. 5, были рассчитаны уравнения линейной регрессии  $V = a + b(t - \bar{t})$ . Несмотря на высокую изменчивость исходных данных, полученных разными авторами, обращают на себя внимание высокие величины  $r_{xy}$  и закономерный результат применения уравнения линейной регрессии и расчета  $t_0$  (рис. 9). Это лишний раз подтвердило, что правило сумм температур, рассматриваемое как следствие среднего, близкого к линейному, участка сигмоидальной  $VT$ -кривой, может и должно быть одной из важнейших основ анализа и понимания зависимости скорости онтогенетического развития от температуры.

9. Сделанное заключение находится в непримиримом противоречии с выводами опубликованной в авторитетном издании обобщающей работы Б. М. Медникова (1977). Автор обратил внимание на то, что в вышедшем еще в 1925 г. исследовании Хигураши и Таути (Higurashi, Tauti, 1925), а затем и в работах ряда японских авторов для описания продолжительности развития икры рыб при разных  $t$  использована показательная функция, записанная Медниковым как  $D_t = D_0 e^{-kt}$ <sup>6</sup>. Константу  $k$  Медников счел нужным назвать «коэффициентом термолабильности Таути», по его мнению, «впервые предложившего этот эвфемизм». Нельзя понять, что именно впервые предложил Таути, так как показательная функция для выражения зависимости от температуры скорости химических и биологических процессов повседневно

<sup>6</sup> У предложивших уравнение авторов оно имело вид:  $T e^{\Theta} = C$ , где  $T$  — продолжительность развития,  $\Theta$  — температура,  $a$  и  $C$  — константы.

применялась со времен Бертло и Вант-Гоффа. Вслед за Медниковым некоторые авторы стали пользоваться ненужным термином «коэффициент лабильности Таути», видимо, ошибочно полагая, что «уравнение Таути» — это что-то новое.

Одновременно с Таути и в той же лаборатории другими авторами по стандартной методике были тщательно выполнены наблюдения за продолжительностью развития икры рыб разных видов. Зависимость  $D$  от  $t$  они неизменно представляли тем же показательным уравнением. Ознакомление с их работами (Kawajiri, 1927a, 1927b; 1928a, 1928b; Nakai, 1928a, 1928b; Kajiyama, 1929) привело к неожиданному результату. Оказалось, что если по приведенным величинам  $D$  рассчитать  $V=1/D$ , то по материалам всех указанных авторов и по отношению ко всем изученным ими видам рыб расположение точек на графиках  $V=f(t)$  хорошо передается прямой в соответствии с правилом сумм температур (рис. 10). Их данные только произвольно и приближенно могут быть переданы вогнутой кривой, соответствующей показательной функции, которой попросту по традиции некритически пользовались японские авторы. Это полностью относится и к данным по эмбриональному развитию *Plecoglossus altivelis* (Nakai, 1928a, 1928b), избранным Медниковым в качестве примера (его рис. 1, Б). Видимо, Медников не обратил внимания на то, что итоговая

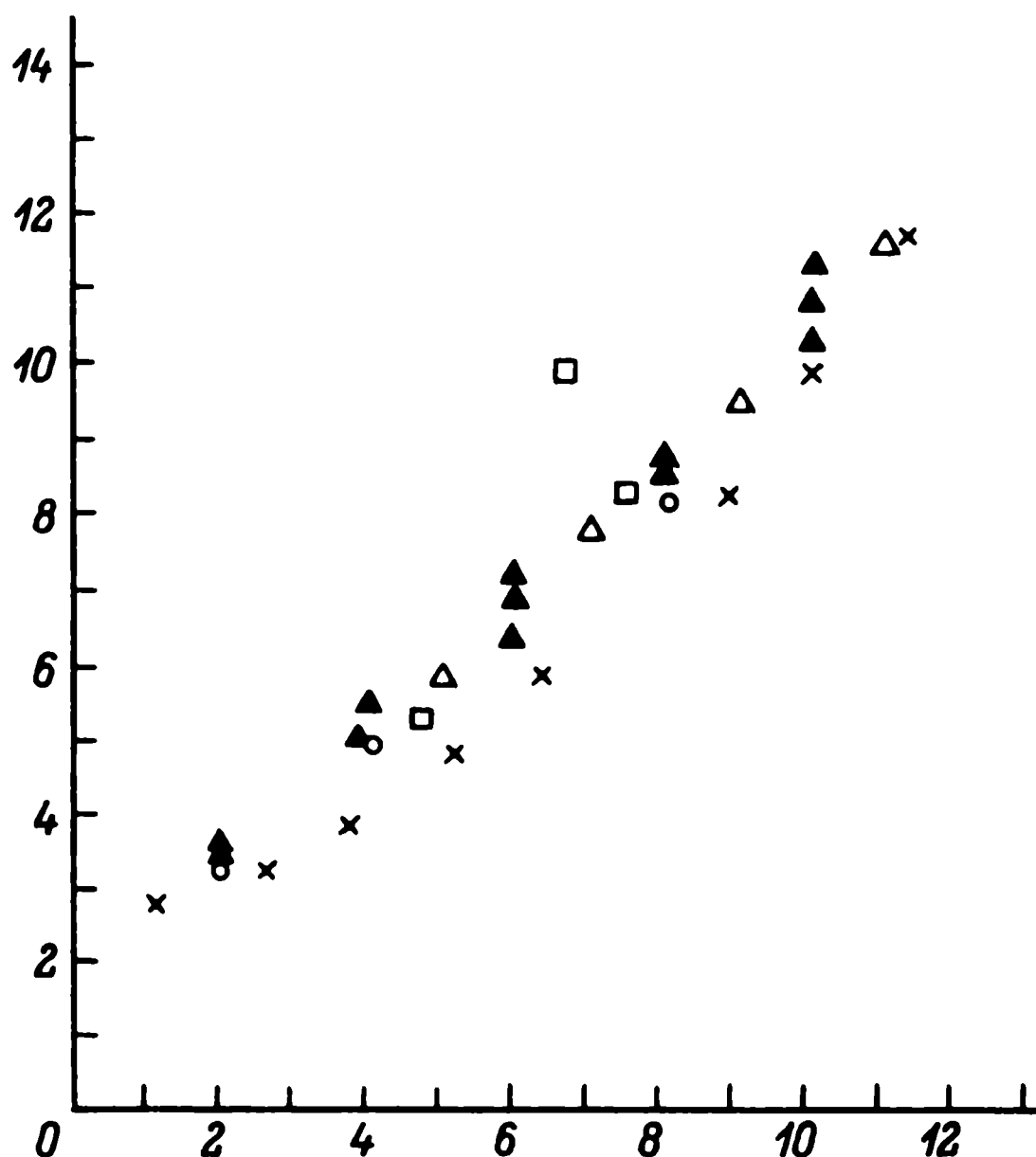


Рис. 8. Скорость развития икры атлантической трески при разных температурах. (Из: Forrester, Alderdice, 1966).

Разные обозначения относятся к данным разных авторов. На оси абсцисс — температура, °C; на оси ординат — скорость развития (сут<sup>-1</sup> · 100).



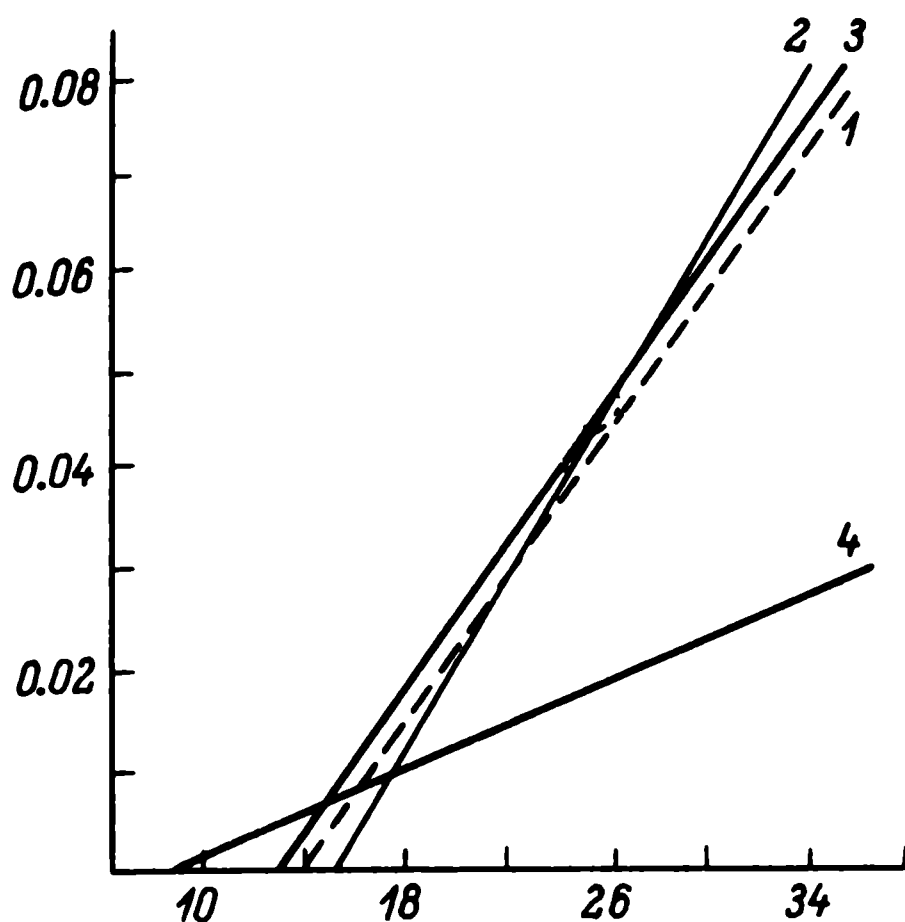


Рис. 9. Скорость эмбрионального развития рыб при разной температуре, выраженная в виде уравнения линейной регрессии в форме  $g = a + b(x - \bar{x})$ , где  $x = t$  °C.

Уравнения рассчитаны по данным многих авторов о продолжительности развития икры, собранных А. С. Дуваровой (1980). 1 — белый амур — *Ctenopharyngodon idella*,  $V = (0.0854 \pm 0.016) + (0.0086 \pm \pm 0.00049) (t - 23.36)$ ,  $n = 42$ ,  $r_{xy} = 0.877$ ,  $t_0 = 13.5$  °C; 2 — пестрый толстолобик — *Aristichthys nobilis*,  $V = (0.397 \pm 0.0043) + (0.0044 \pm \pm 0.0012) (t - 24.42)$ ,  $n = 12$ ,  $r_{xy} = 0.902$ ,  $t_0 = 15.4$  °C; 3 — белый толстолобик — *Hypophthalmichthys molitrix*,  $V = (0.0859 \pm 0.0195) + (0.00845 \pm 0.00059) (t - 23.95)$ ,  $n = 21$ ,  $r_{xy} = 0.915$ ,  $t_0 = 13.5$  °C; 4 — карп — *Cyprinus carpio*,  $V = (0.01465 \pm 0.00126) + (0.00113 \pm \pm 0.00040) (t - 21.25)$ ,  $n = 17$ ,

$r_{xy} = 0.789$ ,  $t_0 = 8.2$  °C. При обработке использованы все величины, приведенные в таблицах А. С. Дуваровой, за исключением немногих единичных значений, явно выходящих за пределы возможных отклонений. Группы сходных величин, по совету А. А. Умнова, вводились в расчет в виде средних, что и объясняет низкие значения приведенных выше. На оси абсцисс — температура, °C, на оси ординат — скорость развития, ч<sup>-1</sup>

таблица Накаи содержит не эмпирические данные, а рассчитанные по показательному уравнению. Впрочем, трудно сказать, что именно изображено на рис. 1, Б в работе Медникова, так как обозначения на обеих осях явно ошибочны и не соответствуют материалам Накаи, согласно которым от 10 до 20 °C  $D$  снижается от 25.0 до 10.4 сут.

Таким образом, эмпирические данные тщательно выполненных исследований японских авторов, некорректно аппроксимированные ими показательной функцией, могут быть веским аргументом

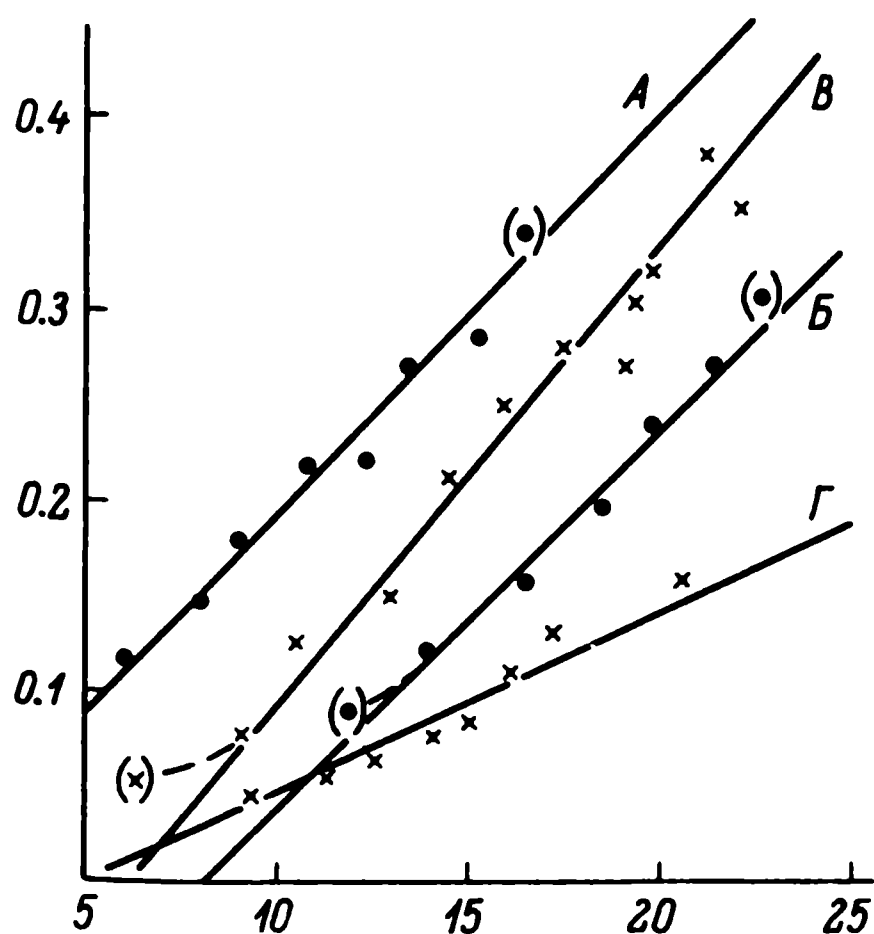


Рис. 10. Зависимость от температуры скорости развития икры рыб.

A — *Oncorhynchus mason* (сут<sup>-1</sup>); Б — *Pagrosomus major* (ч<sup>-1</sup>); B — *Leuciscus hakuensis* (сут<sup>-1</sup>); Г — *Carrasius auratus* (сут<sup>-1</sup>). Точки, взятые в скобки, означают скорость развития при резко сниженном проценте вылупления. По данным: А — Kawajiri, 1927a, 1927b; Б — Kajiya, 1929; B и Г — Kawajiri, 1927a. На оси абсцисс — температура, °C, на оси ординат — скорость развития.

в пользу линейной зависимости  $V$  от  $t$  при развитии икры рыб.

10. Б. М. Медников считает возможным, пользуясь показательной функцией, усреднять зависимость продолжительности развития от  $t$  у разных видов и получать «групповые уравнения развития». Параметры этих уравнений ( $D$ ,  $k$ ), по его мнению, специфичные для отряда или более высокой систематической группы, он широко использует для весьма ответственных заключений общебиологического значения. Чтобы пояснить, как на основе уравнений зависимости  $D$  от  $t$  у отдельных видов можно получить групповые уравнения, Медников привел схему (его рис. 6), которая ничего пояснить не может, так как кривые, передающие частные уравнения, произвольно расположены по одной линии. Кроме того, на графике  $\log D = f(t)$  зависимости почему-то изображены вогнутыми кривыми, а не прямыми, которые бы соответствовали представлениям Медникова.

Параметры групповых уравнений сильно зависят от в значительной мере случайного состава исходных данных. Для своих далеко идущих заключений Медников использует групповые уравнения эмбрионального развития «некоторых семейств рыб и круглоротых», приведенные в работе 1977 г. в табл. 1 и на рис. 7, Б. Они перепечатаны из работы 1965 г., где говорится, что исходные данные взяты из 21 указанного источника и «многих других». В число 21 указанной работы входят 9 рассмотренных выше исследований японских авторов, остальные работы содержат главным образом немногие разрозненные определения  $D$  при некоторых  $t$  или даже не содержат и таких данных. Во «многих других» источниках приходилось видеть результаты, далекие от групповых уравнений Медникова. Осталось совершенно непонятным, как для отдельных семейств рыб могли быть получены константные во всем интервале от 0 до 30 °C величины  $k$ , которым соответствуют необычно и невероятно высокие константные значения  $Q_{10} = e^{10k}$ , а именно Clupeidae + Engraulidae 4.79; Salmonidae + + Plecoglossidae 4.47; Percidae 3.89; Ciprinidae 2.88 и т. д.

Согласно групповым уравнениям, каждой величине  $t$  у всех входящих в группу видов соответствует одна определенная величина  $D_t$  и  $V_t$ , в то время как в действительности у видов одного семейства  $D_t$ , как и  $V_t$ , могут различаться в несколько раз. Поэтому групповые уравнения не дают представления о зависимости  $D$  от  $t$  у отдельных видов. Трудно сказать, для каких целей они могут быть полезны, если вообще эти искусственные построения имеют хоть какой-либо смысл.

11. Как уже подчеркивалось выше, при выяснении эмпирически установленных количественных зависимостей между скоростью развития и температурой необходимо, чтобы все исходные данные относились к интервалу толерантных температур, обеспечивающих нормальное развитие большей части подопытных особей. Часто, пренебрегая этим условием, предлагают количественные зависимости, не имеющие реального смысла. Например, на рис. 10,  $B$

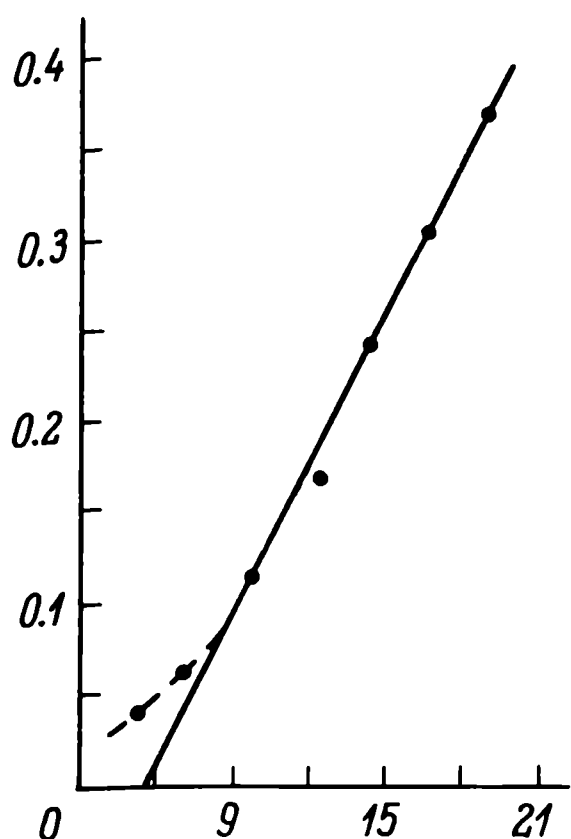


Рис. 11. Скорость развития икры щуки при разных температурах. (По данным Лиллелунда, — Lillelund, 1967).

Пунктиром показана кривая по уравнению Лиллелунда  $V = t = 1.435/216.8$  (см. текст). На оси абсцисс — температура, °C, на оси ординат — скорость развития, сут<sup>-1</sup>.

величины  $V$  при самой низкой из испытанных температур — 6.6 °C располагаются выше прямой, и создается впечатление, что при низких  $t$  зависимость  $V$  от  $t$  выражена вогнутой кривой. Однако в данном случае это впечатление ложно, так как при 6.6 °C до вылупления доходили только 5 % икринок при 100 % ненормальных эмбрионов. При 9.2 °C процент вылупления был равен 51 % при 26 % ненормальных эмбрионов. Очевидно, что при предельно низких  $t$  до вылупления доходят только наиболее быстро развивающиеся икринки и что в данном случае линейная зависимость  $V$  от  $t$  охватывает весь интервал толерантных температур. Сходный пример изображен на рис. 11. В этом случае все значения  $V_i$  в пределах 9—21 °C прекрасно легли на прямую и только  $V_{3.7}$  и  $V_{5.8}$  расположились несколько выше ее. Автор (Lillelund, 1967) замечает, что личинки, выклюнувшиеся при 3.7 и 5.8 °C, при этих температурах не выживают. Тем не менее он принимает во внимание две крайние точки и получает, естественно, не прямую, а слабовогнутую линию, которую передает степенным уравнением  $D_i = 216.8t^{-1.435}$  или  $V_i = 4.61 \cdot 10^{-3}t^{1.435}$ , где  $V_i$  — сутки<sup>-1</sup>. Отбросив две крайние температуры, при которых невозможно нормальное развитие, получим уравнение прямой  $V_i = (t - 3.6) / 48.235$ .

Отклонение от линейной зависимости  $V$  от  $t$  может возникать и вследствие того, что при разных температурах вылупление яиц происходит на разных стадиях развития зародыша. Поэтому, когда развитие яиц рыб прослеживается не до вылупления, а, например, до «стадии глазка», получают более четко выраженную линейную зависимость  $V$  от  $t$ .

Помимо подобных лишь кажущихся отклонений от линейной связи  $V$  и  $t$  есть много наблюдений, по результатам которых эта зависимость на графике имеет вид возрастающей вогнутой кривой. В этих случаях может быть использована формула Белерадека (Belehradek, 1935), примененная к скорости развития водных пойкилотермных животных Мак-Лареном (McLagen, 1963 и последующие работы) и вслед за ним другими авторами (Rigler, Cooley, 1974; Wear, 1974; Cooley, Minns, 1978, и др.). Этой формуле —  $V = (1/a) \cdot (t - a)^b$  при  $b > 1$  соответствует возрастающая вогнутая кривая, а при  $b = 1$  — прямая, т. е. соблюдается правило сумм температур. Везде ниже, где говорится о формуле Белерадека, подразумевается, что  $b > 1$  и  $a \neq 0$  °C.

Когда  $\alpha = 0^\circ\text{C}$ , получаем степенную функцию  $V = at^b$ , которая в последнее время, к сожалению, использовалась многими авторами для выражения зависимости  $V$  от  $t$ , например В. Е. Заикой (1983 и др. работы). Использование степенной функции  $V = at^b$  не может правильно отразить эмпирические данные, так как при любых значениях  $a$  и  $b$  она проходит через начало координат. В подавляющем большинстве случаев ряды эмпирических величин, относящихся к низким температурам, при приближении к  $0^\circ\text{C}$  стремятся не к  $V_0 = 0$ , а к некоторой положительной величине  $V_0$ . Поэтому в формуле Белерадека вводят константу  $\alpha$ . В большей части случаев  $\alpha < 0^\circ\text{C}$ , благодаря чему при приближении  $t$  к  $0^\circ\text{C}$   $V$  остается некоторой положительной величиной, что дает лучшие возможности для аппроксимации эмпирических данных.

Формулу Белерадека обычно применяют в форме  $D = a(t - \alpha)^{-b}$  для выражения зависимости  $D$  от  $t$ , т. е. имеют дело с нисходящей вогнутой кривой  $D = f(t)$ . Однако, как правило, остается незамеченным, что при близких к 1 величинах  $b$  зависимость  $V$  от  $t$  настолько слабо отличается от линейной, что замена правила сумм температур на формулу Белерадека не оправдана. Так, еще в 1941 г., за 22 года до первой работы Мак-Ларена, Ю. Н. Каринский зависимость развития икры сельди (*Clupea harengus pallasii*) от  $t$  выразил как линейной функцией  $D(\text{ч}) = 150.8(t + 0.57)$ , так и степенной функцией  $D = 169.1(t + 0.57)^{1.057}$ , не вполне корректно оставив неизменной величину  $\alpha = -0.57^\circ\text{C}$ . Это уточнение при столь близком к 1 показателе степени не могло дать никакого реального преимущества. Это относится и к формуле  $V = (1/1406)(t - 5)^{1.367}$ , полученной Мак-Лареном (McLagen, 1969) по данным Эдмондсона (Edmondson, 1960) о скорости развития коловратки *Ploesoma truncatum*, и ко всем другим случаям, когда  $b$  мало отличается от 1.

12. Первоначально применение формулы Белерадека сопровождалось обсуждением значения входящих в нее трех констант (McLagen, 1965 и др. работы). Например, безуспешно пытались найти связь между диаметром яйца и константой  $a$ . Однако большие различия параметров уравнений, относящихся к близким видам и даже популяциям одного вида из географически разных местообитаний (McLagen, 1965), показали, что мало смысла отдельно обсуждать константы  $a$ ,  $b$  или  $\alpha$ , так как они находятся в тесной взаимозависимости. Например, нетрудно убедиться, что два уравнения —  $V = 2000^{-1}(t + 5)^2$  и  $V = 267^{-1}(t - 0.5)^{1.5}$ , все три параметра которых сильно различаются, выражают столь близкие функции, что на графике доступного для журнальной публикации формата они были бы трудноразличимы. Очевидно, что любое из этих двух уравнений с равным успехом могло бы служить для выражения некоторого ряда эмпирических данных.

Стремясь уменьшить размах колебаний рассчитанных констант трехпараметрического уравнения Белерадека, Мак-Ларен (McLa-



ген, 1965) для  $D$  эмбрионального развития разных популяций *Rana ripiens* принял константу  $b = -1.75$ . Но и при этом условии в пределах разных популяций одного вида значения  $a$  составляли 9550—14 820 ч и  $\alpha = 3.33—5.94$  °C. При отрицательной корреляции последней величины с географической широтой местообитания (25—45° с. ш.).

Также и Вир (Weag, 1974), изучив зависимость от  $t$  продолжительности развития 12 видов «британских Desaroda», выразил полученные данные уравнением Белерадека с константным значением  $b = -2.3$ . При этом константа  $a$  оказалась в пределах 14 297—29 309 дней, а  $\alpha$  от  $-4.6$  до  $0.0$  °C. Аппроксимация во многих случаях была очень приближенной и касалась только участков кривых от 9 до 20 °C.

Кули и Минс (Cooley, Minns, 1978) по собственным и обширным литературным данным подробно рассмотрели приложение формулы Берталанфи к продолжительности развития яиц пресноводных *Sorceroda*. Представив уравнение в логарифмической форме —  $\lg D = \lg a - b(t - \alpha)$  и подбирая значения  $\alpha$ , при которых остаточная дисперсия эмпирических данных наименьшая, они рассчитывали  $a$  и  $b$  и на многих примерах показали, что даже при малозаметных отличиях в рядах эмпирических значений рассчитанные величины  $a$  и  $b$  могут очень сильно различаться. Кули и Минс, отметив интуитивную основу предложенных Мак-Лареном фиксированных значений  $b$ , признали полезность этого приема и предложили в пределах веслоногих раков для каланид принимать  $b = 2.0$  и для циклопид  $b = 1.4$ , не указав, чем обусловлен выбор этих величин. Осталось незамеченным, что такой условный прием равносильен ответственному, но ничем не обоснованному утверждению, что скорость развития у каланид и циклопид разным образом зависит от  $t$ . Действительно, при  $\alpha = 0$  °C в первом случае в интервале (10, 11 °C)  $Q_1 = V_{11}/V_{12} = (11/10)^2 = 1.21$  и  $Q_{10} = Q_1^{10} = 6.7$  (!) и во втором  $Q_1 = (11/10)^{1.4} = 1.14$  и  $Q_{10} = 3.8$ . Для *Eudiaptomus graciloides* получено уравнение, приведенное авторами в виде  $V$  (ч<sup>-1</sup>) =  $11\,060\,947^{-1} (t + 13.59)^{3.5}$ . С принятым для каланид  $b = 2$ ,  $V = 37\,953^{-1} (t + 4.8)^2$ , получаем в первом случае  $Q_{10} = 2.75$ , во втором 3.41. Эти примеры показывают, как велики последствия условностей, неизбежных при применении трехпараметрической формулы Белерадека. Кроме того, серьезным и даже решающим аргументом против ее пригодности для выражения зависимости скорости развития от температуры служит то, что сигмоидальная VT-кривая в области оптимальных температур имеет точку перегиба, что и дает ценную возможность аппроксимировать эту часть VT-кривой линейным уравнением. Эту важнейшую особенность VT-кривой индивидуального развития нельзя передать формулой Берталанфи, которой соответствует монотонно возрастающая вогнутая кривая, искажающая истинное расположение эмпирических точек в правой части VT-кривой. Это, естественно, относится и к частному случаю, когда  $\alpha = 0$  °C, т. е. к степенной зависимости  $V = at^b$ .

По-видимому, если уравнению Белерадека и можно отвести какое-либо место при изучении зависимости  $D$  и  $V$  развития от  $t$ , то только в качестве интерполяционной формулы в ограниченной области левой вогнутой части  $VT$ -кривой, когда толерантные температуры выходят за пределы ее среднего линейного участка.

13. Распространение вычислительной техники облегчило выражение опытных данных многопараметрическими уравнениями. В частности, результаты определения скорости развития при разных температурах некоторые или даже многие авторы стали описывать уравнениями квадратичной параболы или параболы третьей степени, не заботясь о смысле таких операций.

Ярким примером может служить работа Салиха с соавторами (Salich et al., 1981), которые, выполнив две серии наблюдений за развитием *Lymnaea auricularia*, результаты каждой из них выразили уравнением параболы третьей степени  $1/D = B_0 + B_1t + B_2t^2 + B_3t^3$ . При рассчитанных авторами параметрах на графике это возрастающая кривая неправильной формы, следующая за случайными отклонениями отдельных точек от прямой. Необоснованность и нелепость такого способа представления данных подчеркивается тем, что все параметры уравнений приведены с девятью значащими цифрами ( $B_1 = -0.00597310144$ ),  $B_2 = 0.000491434633$  и т. д.) и в особенности тем, что приведенные авторами значения  $V$  могут быть хорошо переданы линейными уравнениями в форме  $V_t = a + b(t - \bar{t})$ . Для первой серии наблюдений в пределах 10—30 °C получаем

$$V(\text{сут}^{-1}) = (0.06328 \pm 0.0053) + (0.005813 \pm 0.00074)(t - 18.67), \quad r_{xy} = 0.991 \\ \text{и } t_0 = 7.8 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Для второй серии в пределах 10—32 °C

$$V(\text{сут}^{-1}) = (0.07946 \pm 0.0033) + (0.004818 \pm 0.00039)(t - 23.71), \quad r_{xy} = 0.996 \\ \text{и } t_0 = 7.2 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Этот пример не заслуживал бы внимания, если бы в совершенно такой же необоснованной и неоправданной форме не представили свои данные и другие авторы (Al-Habbib, Grainger, 1981; Gilson, 1981; Grainger, 1981), участвовавшие в симпозиуме 1981 г. по биологическому действию переменных температур, труды которого составили 6-й том Международного журнала термальной биологии.

Уравнениям параболы второй и в особенности третьей степени соответствуют кривые самой разной формы, передающие единичные особенности каждой данной серии наблюдений. Как раз этого и не следует делать. Эти уравнения, отражающие все и в их числе случайные отклонения отдельных рядов данных, не открывают, а закрывают возможность выяснения закономерной зависимости  $V$  от  $t$  при развитии животных, не помогают, а затрудняют установление границ между толерантными и резистентными значениями  $t$ , интервала оптимальных температур и т. д.

Необоснованность, бесперспективность и бесполезность применения многопараметрических параболических уравнений при изучении зависимости от температуры скорости индивидуального развития животных, как, впрочем, и для многих других целей, еще не осознана. Так, например, Ботрелл (Bottrell, 1975), специально рассмотрев, какие математические функции статистически лучше аппроксимируют данные по продолжительности эмбрионального развития пресноводных ветвистоусых и веслоногих ракообразных, нашел, что по статистическим критериям предпочтение следует отдать усложненным параболическим формулам

$$\lg D = \lg A + b \lg bt + c(\lg t)^2$$

или

$$\lg D = \lg a + t \lg b + t^2 \lg c.$$

Нет оснований оспаривать, что по статистическим критериям с помощью подобных многопараметрических уравнений можно с наилучшим приближением выразить отдельные ряды эмпирических данных. Но встает вопрос, для каких целей могут быть нужны формулы, способные с наибольшей точностью передать случайные отклонения величин в единичных рядах эмпирических данных?

14. Чтобы приблизиться к созданию все еще отсутствующих теоретических основ понимания закономерной зависимости скорости индивидуального развития от температуры, эмпирически установленную линейную зависимость  $V$  от  $t$  следует рассмотреть в связи с влиянием температуры на скорость обмена веществ и роста.

В общем случае скорость энергетического обмена веществ  $R$  с повышением  $t$  в пределах толерантных температур возрастает с постоянной удельной скоростью. Как уже говорилось выше, есть веские основания принять, что для энергетического обмена  $Q_{10} = 2.25$  и  $Q_1 = Q_{10}^{0.1} = 1.0845$ . Тогда

$$R_2 = R_1 1.0845^{t_2 - t_1} = R_1 1.0845^{t_2 - t_1}$$

и относительное приращение  $R$  при повышении  $t$  на  $1^\circ\text{C}$  составляет

$$(R_{t+1} - R_t) / R_t = 0.0845.$$

Масса тела, достигаемая к концу рассматриваемого этапа или стадии развития  $\omega_2$ , в пределах толерантных температур обычно не зависит или только слабо зависит от  $t$ . Это позволяет принять, что  $\bar{\omega}$  и  $\omega_2/\omega_1$  имеют одну и ту же величину при всех толерантных температурах. Тогда удельная скорость роста  $C_\omega = V \ln(\omega_2/\omega_1)$ , а следовательно, и средняя скорость роста массы тела  $P = \bar{\omega} C_\omega$  изменяются с температурой пропорционально изменениям  $V$ . Если принять за единицу значения  $V$  и  $P$  при некоторой температуре  $t'_0$ , то полученные таким путем относительные величины  $V$  и  $P$  и при других  $t_0$  будут численно равными. Это открывает возможность

заменить скорость развития  $V$  на скорость роста  $P$ , что в свою очередь позволяет сопоставлять  $P$  со скоростью энергетического обмена  $R$ , выраженной в тех же относительных единицах, и рассчитывать коэффициент эффективности роста  $K_2$ .

Далее везде  $V$ ,  $P$  и  $R$  выражены в долях от их значения при некоторой определенной, указанной ниже эффективной температуре. Когда  $V$  находится в линейной зависимости от  $t$ , и  $V = bt$ , также и  $P$  находится в линейной зависимости от  $t$  и  $P = bt$ . Тогда относительное приращение  $P$  при повышении  $t$  на  $1^\circ\text{C}$  составляет

$$(P_{t+1} - P_t) / P_t = [b'(t_s + 1) - bt_s] / b't_s = (1/t_s) - 1.$$

Очевидно, что  $1/t_s$  снижается с возрастанием  $t_s$  и при некоторой величине  $t_s$  становится равным приведенному выше относительному приращению скорости энергетического обмена — 0.0845. Такую величину относительное приращение  $P$  имеет в интервале  $t_s$  12.83; 11.83  $^\circ\text{C}$  или при 11.83  $^\circ\text{C}$ , так как  $1/11.83 = 0.0845$ . Естественнo принять, что эффективная температура 11.83  $^\circ\text{C}$ , при которой температурные коэффициенты скорости энергетического обмена и скорости роста равны между собой и колебания температуры минимально нарушают соотношение скоростей протекающих в организме процессов, оптимальна для развития. Оптимальная эффективная температура 11.8  $^\circ\text{C}$  найдена при условном допущении, что по отношению к скорости обмена  $Q_{10} = 2.25$ . Взяв  $Q_{10} = 2.00$ , получим оптимальную  $t_s = 13.9^\circ\text{C}$ ; взяв  $Q_{10} = 2.50$ , получим 10.43  $^\circ\text{C}$ . Эта неопределенность истинной величины оптимальной  $t_s$  не затрагивает принципиальных выводов, следующих из приведенных ниже расчетов, при которых за оптимальную величину  $t_s$  принято 11.8  $^\circ\text{C}$ .

При взятых условиях эффективность роста  $K_2$  максимальна при  $t_s = 11.8^\circ\text{C}$ . Это можно показать следующим образом. Как известно,  $R = P/v$ , где  $v = K_2 / (1 - K_2)$ . Примем, что при  $t_s = 11.83^\circ\text{C}$ ,  $P = 1$ , тогда  $R = 1/v_m$ , где  $v_m$  означает  $v$  при  $t_s = 11.83^\circ\text{C}$ . При других  $t_s$ ,  $P = 1 + 0.0845n$ , где  $n = t_s - 11.83^\circ\text{C}$  и  $R = (1/v_m) 1.0845^n$ . Отсюда

$$K_2 = 1 / (1 + R/P) = 1 / [1 + (1/V_m) 1.0845^n / (1 + 0.0845n)]. \quad (1)$$

Для примерного расчета  $K_2$  при разных  $t_s$  положим, что при  $t_s = 11.8^\circ\text{C}$   $K_2 = 0.5$ , тогда  $v_m = 1$ . В этом случае зависимость  $K_2$  от  $t_s$ , рассчитанная по (1), выразится кривой, изображенной на рис. 12. Как видим, в области средних температур  $K_2$  имеет максимальную величину при  $t_s = 11.8^\circ\text{C}$  и плавно снижается при  $t_s > 11.8^\circ\text{C}$  и  $t_s < 11.8^\circ\text{C}$ . Заслуживает большого внимания тот факт, что линейная зависимость  $V$  от  $t$  соответствует лишь медленному снижению  $K_2$  при удалении  $t_s$  от оптимума.

Особенно важно, что результаты расчетов полностью совпали с тем, что следовало ожидать по эмпирическим данным. Еще в 1936 г. было обнаружено, что в среднем интервале температур



развитие особи идет с наименьшей затратой энергии (Винберг, 1936). В последующее время это было подтверждено на самых разных объектах. Например, В. Е. Рощин и К. Л. Мазелев (1979) нашли, что эффективность утилизации энергии при эмбриональном развитии *Asellus aquaticus* максимальна при 14.5—18.8 °С и снижается при отклонении от этих оптимальных температур. Приняв во внимание, что  $t_0$  для *Asellus aquaticus* определено равным 4.7 °С, видим, что эти данные, как и многие другие, как нельзя лучше соответствуют сказанному выше о расположении температурного оптимума развития.

Снижение эффективности использования энергии  $K_2$  разным образом связано с зависимостью  $V$  от  $t$  выше и ниже оптимальной, более слабое снижение  $K_2$ , чем это следует из (1), вряд ли может встретиться, так как в полном противоречии с эмпирически установленной сигмоидальной кривой ему бы соответствовала восходящая вогнутая кривая.

Более резкое снижение  $K_2$ , чем по (1), при высоких  $t$  вполне возможно. Ему отвечает часто наблюдаемый более крутой изгиб сигмоидальной кривой вправо, приходящийся на более низкие температуры. Это лишний раз указывает, что вогнутая правая часть  $VT$ -кривой соответствует угнетающим развитие температурам, выходящим за пределы толерантных для данного объекта. Поэтому эта часть  $VT$ -кривой в экологическом отношении если и может представлять интерес, то только для специальных целей. Видимо, область нормального течения индивидуального развития заканчивается верхней границей линейного участка  $VT$ -кривой.

15. По меньшей мере во многих случаях, чтобы описать зависимость от температуры скорости развития в области толерантных температур, достаточно линейного уравнения. В то же время результаты большого числа наблюдений заставляют признать, что нижняя граница толерантных температур у многих объектов располагается в области вогнутой части сигмоидальной  $VT$ -кривой развития. Так, например, Вир (Weag, 1974), изучивший 12 видов *Desaroda*, нашел, что у большинства их них  $VT$ -кривая эмбрионального развития представляет собой слабовогнутую линию, в правой части трудноотличимую от прямой. Рассмотрим этот тип связи  $V$  и  $t$  с тех же позиций, с которых выше обсуждалась линейная зависимость  $V$  и  $t$ .

При линейной связи  $V$  и  $P$  с  $t_3$ , согласно высказанным представлениям, при  $t_3$ , отклоняющихся от оптимального значения  $t'_3$ , эффективность роста  $K_2$  ниже максимальной. Допустим теперь, что, например, в результате адаптации к низким температурам у некоторого объекта при субоптимальных температурах  $K_2$  остается на одном уровне. Это означает, что  $P$ , а следовательно и  $V$ , находятся в такой же зависимости от  $t_3$ , что и  $R$ . В этом случае  $VT$ -кривая совпадает с  $RT$ -кривой и представлена вогнутой линией показательной функции, определяемой постоянной величиной  $Q_1 = 1.0845$ , как показано на рис. 12.

Вряд ли этот крайний случай константности  $K_2$  развития встречается в действительности по отношению к скорости развития определенного вида. Однако когда выражают зависимость от температуры средних величин  $V$ , относящихся к ряду видов определенной группы, т. е. когда имеют дело с «групповым уравнением», в некоторых случаях оказывается возможным для осреднения высокоизменчивых исходных данных применить, например, «нормальную кривую Крюга», как это сделала Н. М. Крючкова (1973) по отношению к скорости развития ветвистоусых ракообразных. Напомним, однако, что и, согласно кривой Крюга, температурный коэффициент возрастает в сторону низких температур, т. е. она несколько менее отклоняется от прямой, чем экспонента.

По-видимому, в подавляющем большинстве случаев речь должна идти не о постоянстве  $K_2$ , а о более медленном снижении этой величины при удалении от оптимума, чем это соответствует линейной зависимости  $V$  от  $t$ .

Как уже говорилось, в случае линейной зависимости  $V$  от  $t$  по мере снижения  $t_3$ ,  $Q_1 = 1 + (1/t_3)$  быстро возрастает. Высокие значения температурных коэффициентов, несовместимые с нормальной жизнедеятельностью, ясно указывают, что, когда нижняя граница толерантных температур лежит при малых  $t_3$ ,  $V/T$ -кривая в своей левой части должна быть вогнутой, так как вогнутой кривой при каждой данной  $t$  соответствуют меньшие величины  $Q_1$  и  $Q_{10}$ .

Впрочем, есть много примеров, показывающих, что в некоторых случаях эмпирические величины  $V$  на графиках располагаются по прямой вплоть до очень малых значений  $t_3$ , которым соответствуют высокие величины  $Q_{10}$ . Так как  $Q_{10}$  скорости метаболизма в пределах толерантных температур остаются на одном уровне и во всяком случае не могут принимать столь высоких значений, как  $Q_{10}$  скорости развития, неизбежен вывод, что, когда линейная зависимость  $V$  от  $t$  простирается до малых значений  $t_3$ , развитие идет с низкой эффективностью роста, т. е. с высокими затратами на метаболизм. Однако следует иметь в виду, что подобные соотношения встречаются преимущественно, если не исключительно, по отношению к эмбриональному развитию и что они касаются небольшой доли эмбрионов, выживающих при близких к пограничным температурах. Весьма вероятна меньшая жизнеспособность и выживаемость особей, проходивших начальные стадии развития при экстремальных условиях, чем и можно объяснить, что интервал температур, при которых возможно развитие до более поздних стадий, уже, чем допускающий прохождение первых стадий.

16. Многие исследователи стремятся выразить зависимость от температуры продолжительности или скорости онтогенетического развития животных с помощью не имеющих какого-либо обоснования эмпирических формул, нередко применяемых неумело или формально, чему не препятствует часто встречающаяся квалифицированно выполненная статистическая обработка данных. Легко привести неограниченно большое число примеров различных урав-

нений, отражающих зависимость  $D$  или  $V$  от  $t$ , но трудно, если вообще возможно, обнаружить примеры их применения для решения каких-либо биологических вопросов теоретического и практического интереса, помимо простейших случаев пользования температурным коэффициентом  $Q_{10}$  или правилом сумм температур. В последнем случае вплоть до настоящего времени встречаются примеры его неправильного применения к зависимости от  $t$  скорости развития без необходимого расчета  $t_0$  и эффективной температуры.

Автор надеется, что в изложенном выше различима некоторая общая концепция, в основе которой — признание общего значения сигмоидальной формы  $VT$ -кривой онтогенетического развития, средняя часть которой приходится на область оптимальных для развития температур и с достаточной точностью может быть аппроксимирована линейным уравнением. А это значит, что может быть найдено значение  $t_0$ , показывающее положение сигмоидальной  $VT$ -кривой развития на температурной шкале, которое определяется конституциональной адаптированностью объекта к температурным условиям обитания.

Благодаря тому что каждому интервалу эффективных температур в пределах линейной связи  $V$  и  $t$  однозначно соответствует определенная величина температурного коэффициента, пользование эффективными температурами необходимо для выяснения общих закономерностей, выражающих зависимость скорости развития от температуры.

Чтобы приблизиться к созданию теоретической основы представления о влиянии температурных условий на скорость развития, следует связать этот вопрос с результатами изучения иной зависимости от температуры скорости энергетического обмена. С этой целью выше было привлечено представление об универсальной величине температурного коэффициента скорости энергетического обмена у всех пойкилотермных животных при условии их полной адаптации к температурным условиям. В соответствии с современным состоянием знаний впредь до возможных дальнейших уточнений принято, что во всем интервале толерантных для данного объекта температур по отношению к скорости энергетического обмена  $Q_{10} = 2.25$  и соответственно  $Q_1 = 1.0845$  (Винберг, 1983)

Наконец, чтобы получить возможность судить о том, как связаны температурные условия с эффективностью роста, отражаемой коэффициентом  $K_2$ , сделано упрощающее действительность допущение, что масса тела объекта изучения  $w_2$  при всех толерантных для него температурах к концу рассматриваемого этапа развития одинакова. В этом случае скорость развития  $V$  и скорость роста  $R$ , выраженные в долях от их значений при некоторой эффективной температуре  $t'_3$ , численно равны между собой, что позволяет, зная  $R$  и  $V$ , рассчитывать  $K_2$ .

Приведем пример приложения изложенных представлений к конкретным данным. Результаты своих наблюдений за продол-

жительностью развития *Skistodiaptomus oregonensis* от оплодотворения до окончания второй науплиальной стадии Риглер и Кули (Rigler, Cooley, 1974) выразили в виде уравнения

$$D \text{ (ч)} = 119 \cdot 10^3 (t + 5.8)^{-2.15}.$$

Приняв, что эта формула хорошо передает эмпирические данные, легко рассчитать значения  $V$  при разных  $t$ , выразить их в сутках<sup>-1</sup> и построить  $VT$ -кривую, изображенную на рис. 12, на котором рассчитанные величины  $V$  выражены в долях от  $V$  при 21 °C ( $V_{21} = 0.2372 \text{ сут}^{-1}$ ). По той же формуле находим, что при 20 °C  $V_{20} = 0.2186 \text{ сут}^{-1}$  и при 22 °C  $V_{22} = 0.2567 \text{ сут}^{-1}$ . Отсюда в интервале (20, 22 °C)  $Q_{10} = 2.23$ . Не будет большой ошибки отнести эту величину к 21 °C.

Как показано выше, при линейной связи  $V$  с  $t$   $Q_{10} = 2.25$  соответствует  $t_s = 11.8$  °C или приблизительно 12 °C. Во взятом примере этому отвечает  $t_0 = 9$  °C. Такую или близкую к ней величину  $t_0$  получим и по  $VT$ -кривой на рис. 12.

Таким образом, приведенный пример эмпирических данных находится в полном соответствии с изложенными выше представлениями, согласно которым при  $t_s \cong 12$  °C  $Q_{10}$  скорости развития  $V$  имеет такую же величину, как и  $Q_{10}$  скорости энергетического обмена  $R$ .

Приняв, что при  $t_s = 12$  °C  $R = 1$ , относительные величины  $R$  при других  $t_s$  получим как  $R = 1.0845^{(t_s - 12)}$ . Рассчитанная таким путем  $RT$ -кривая показана на рис. 12.

Если при  $t_s = 12$  °C эффективность роста  $K_2 = 0.5$  и сохраняет это значение неизменным при более низких температурах, относительная величина скорости роста  $P$  и равные им относительные величины скорости развития  $V$  равны относительным величинам скорости энергетического обмена  $R$  и  $VT$ -кривая совпадает с  $RT$ -кривой. При отличимых от 0.5 константных значениях  $K_2$ , чтобы получить  $V$  или  $P$ , рассчитанные величины  $R$  надо умножить на  $1/v$ , где  $v = K_2 / (1 - K_2)$ .

Как видно на рис. 12, эмпирически установленная  $VT$ -кривая располагается намного ниже  $RT$ -кривой. Это значит, что по мере снижения  $t$  возрастает  $Q_{10}$  скорости развития. Действительно, по формуле Риглера получаем следующие величины  $Q_{10}$  для указанных интервалов  $t$  и  $t_s$  (°C):

|          |          |         |          |          |
|----------|----------|---------|----------|----------|
| $t$      | [2, 4]   | [8, 10] | [14, 16] | [20, 22] |
| $t_s$    | [-7, -5] | [-1, 1] | [5, 7]   | [11, 13] |
| $Q_{10}$ | 11.63    | 4.29    | 2.82     | 2.23     |

Как видим, в сторону низких  $t$   $Q_{10}$  возрастают, хотя и не столь сильно, как в случае сохранения линейной связи  $V$  с  $t$ . В последнем случае, например, в интервале  $t_s$  [5, 7 °C]  $Q_{10} = (7/5)^{10} = 5.38$ .

Особый интерес представляет зависимость от температуры эффективности роста  $K_2$ . Как уже говорилось, численное равенство  $V$  и  $P$  позволяет, зная  $V$ , рассчитывать  $K_2 = 1 / (1 + R/V)$ . Тогда в данном примере



|                       |      |       |       |       |       |       |       |
|-----------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| $t_3, ^\circ\text{C}$ | 17   | 13    | 11    | 7     | 3     | -1    | -5    |
| $K_2$                 | 0.49 | 0.499 | 0.500 | 0.491 | 0.462 | 0.408 | 0.319 |

По мере удаления от оптимума ( $t_3 = 12^\circ\text{C}$ ) эффективность роста сначала медленно, а затем быстро снижается.

Автор имел возможность убедиться, что главное в приведенном примере можно было бы показать и по многим другим материалам, упоминание которых ничего не прибавило бы к сделанным выводам. Общее значение имеет, что  $VT$ -кривая на графике располагается ниже  $RT$ -кривой и в каждом данном интервале  $t_3$  характеризуется более высокими величинами  $Q_{10}$ , но более низкими, чем величины  $Q_{10}$ , соответствующие тем же  $t_3$  при линейной зависимости  $V$  от  $t$ .

Многими авторами на разных объектах показано, что зависимость  $V$  от  $t$  в левой вогнутой части  $VT$ -кривой развития, как и в рассмотренном примере, может быть выражена формулой Беле-радека, которая представляет собой степенную функцию температуры, отсчитываемой от  $t - \alpha$   $^\circ\text{C}$ . Это означает, что  $Q_{10}$  скорости развития увеличивается в сторону низких температур, так как относительное приращение степенной функции температуры тем больше, чем ниже температура.

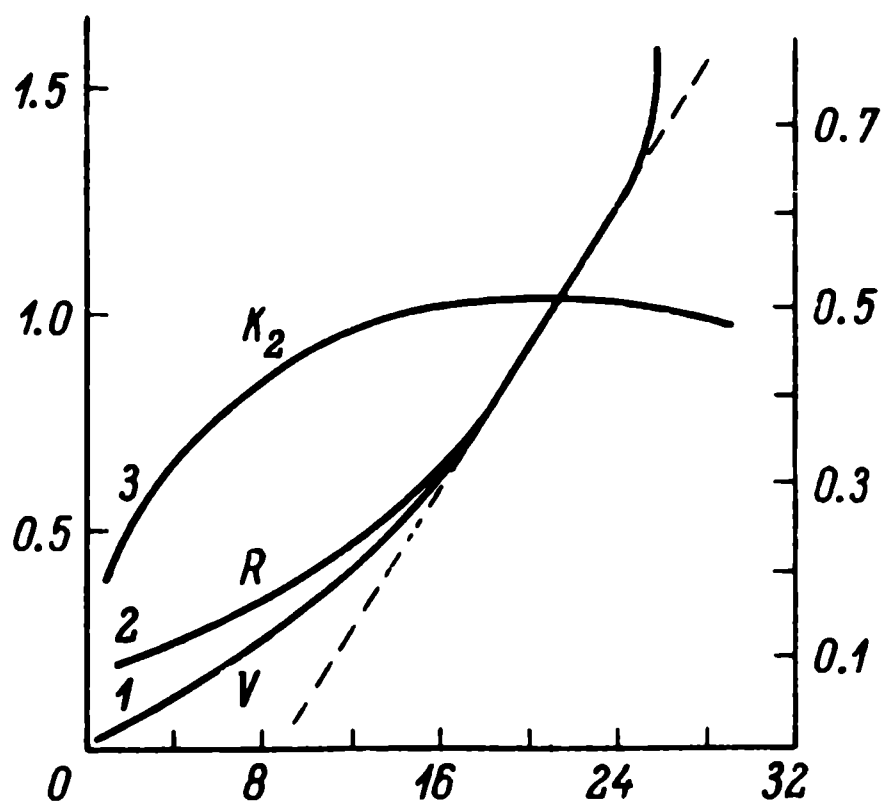
Приращение зависимого переменного степенной функции в отличие от относительного приращения снижается при снижении аргумента, причем снижается быстрее, чем в случае экспоненциальной зависимости. Поэтому всегда, когда  $R$  находится в экспоненциальной, а  $V = P$  в степенной зависимости от  $t$ , отношение  $R/P$  возрастает в сторону низких температур и соответственно  $K_2 = 1/(1 + R/P)$  снижается.

Показанная возможность определить эффективность роста  $K_2$  по скорости развития при разных  $V$  представляется перспективной, так как сопоставление скорости развития со скоростью энергетического обмена приближает к пониманию механизма зависимости онтогенетического развития от температуры.

Плодотворность высказанных в данной работе положений и сделанных выводов относительно закономерной связи между ско-

Рис. 12. Пример кривой зависимости от температуры скорости развития  $VT$  (кривая 1), скорости энергетического обмена  $RT$  (кривая 2) и коэффициента  $K_2$  (кривая 3).

Построено по данным о продолжительности развития от оплодотворения до окончания второй науплиальной стадии *Skistodiaptomus oregonensis* (из: Rygler, Cooley, 1974). На оси абсцисс — температура,  $^\circ\text{C}$ ; на оси ординат: слева — относительные величины скорости развития и скорости обмена в долях от их значений при  $t_3 = 12^\circ\text{C}$ ; справа — величины  $K_2$  (см. текст).



ростью развития и эффективностью роста подлежит проверке, подтверждению или опровержению в результате их применения к конкретным материалам по зависимости от температуры скорости развития представителей разных систематических и экологических групп животного мира. Решение этой непосильной одному автору задачи не могло быть целью настоящей статьи и остается за последующими исследованиями. При их выполнении первостепенное значение получают определения эффективной температуры. Не все опубликованные данные позволяют это легко сделать, несмотря на то, что большой точности определения  $t_0$  практически не требуется. При использовании изложенной системы представлений в конкретных случаях встретятся и многие другие трудности, в частности потребуются внимание к оценке значения принятых условностей, таких как допущение о равенстве конечной массы тела  $w_2$  при разных температурах развития, о постоянстве и общем значении определенной величины  $Q_{10}$  энергетического обмена и других. Строго говоря, условность содержится уже в признании возможности установления количественных закономерностей, касающихся скорости развития при разных температурах, так при этом отвлекаются от качественно различных последствий развития при разных температурах. На определенном этапе исследования такое отвлечение неизбежно и оправдано, так как результаты количественных исследований помимо их несомненного и большого самодовлеющего значения определенным образом направляют выяснение качественных последствий развития при разных температурных условиях, которые, впрочем, при близких к оптимальным температурам могут быть только слабо выраженными.

## ЛИТЕРАТУРА

**Аляхнович А. В.** Уплы температуры на эмбриональное развитие пресноводной креветки // Весци АН БССР. Сер. биол. 1983. № 1. С. 95—96.

**Васильева Г. Л., Никулин В. Л.** Продукция коловраток Байкала // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 8. С. 1125—1132.

**Винберг Г. Г.** Температурный оптимум развития // Успехи соврем. биологии. 1936. Т. 5, № 5. С. 560—561.

**Винберг Г. Г.** Температуры и размеры биологических объектов // Успехи соврем. биологии. 1937. Т. 6, № 6. С. 32—51.

**Винберг Г. Г.** Зависимость скорости развития от температуры // Методы определения проукции водных животных. Минск, 1968. С. 59—71.

**Винберг Г. Г.** Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 31—42.

**Гинзбург А. С., Детлаф Т. А.** Развитие осетровых рыб. М., 1969. 134 с.

**Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И.** Развитие осетровых рыб. М., 1981. 222 с.

**Дуварова А. С.** Влияние температурного режима инкубации на продолжительность эмбрионального развития карпа и растительноядных рыб // ГосНИОРХ: Сб. науч. тр. 1980. № 154. С. 87—98.

**Заика В. Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев, 1983. 203 с.

**Иванова М. Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах: Автореф. дис. . докт. биол. наук. Л., 1983. 28 с.

**Ивлева И. В.** Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, 1981. 232 с.

**Крючкова Н. М.** Влияние температурных и трофических условий на продолжительность развития ветвистоусых ракообразных // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2. С. 69—79.

**Медников Б. М.** Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977. С. 7—52.

**Митянина И. Ф.** Рост ювенильных особей *Daphnia magna* в зависимости от температуры // Вестн. АН БССР. Сер. биол. 1980. № 5. С. 91—92.

**Митянина И. Ф.** Рост и развитие дафний и коловраток в онтогенезе и последовательных партеногенетических генерациях в зависимости от температуры: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.

**Мотыль:** Систематика, морфология, экология, продукция. М., 1983. 312 с.

**Рощин В. Е.** Эколого-энергетическая характеристика развития некоторых видов пресноводных ракообразных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1980. 24 с.

**Рощин В. Е., Мазелев К. Л.** Влияние постоянных температур на эмбриональное развитие *Asellus aquaticus* L. // Изв. АН БССР. Сер. биол. 1979. № 1. С. 128—130.

**Сопина В. А.** Температурные адаптации у свободно живущих амёб // Вопросы экологии простейших. Л., 1978. Вып. 3, с. 36—57.

**Тодераш И. К.** Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев, 1984. 172 с.

**Хмелева Н. Н., Голубев А. П.** Продукция кормовых и промысловых ракообразных. Минск, 1984. 213 с.

**Al-Habbib O. A. M., Grainger J. N. R.** The effect of changing temperature on the development of the eggs of *Lymnaea peregra* // J. Therm. Biol. 1981. Vol. 6. P. 35—36.

**Belehradec J.** Temperature and living matter. Berlin. 1935.

**Bottrell H. H.** The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the river Thames, Reading, with a discussion of temperature functions // Oecologia. 1975. Vol. 18, N 1. P. 63—84.

**Braum E.** Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie an Jungfischen von Blaufelchen (*Coregonus wartmannii* Bloch), Weißfelchen (*C. fera* Jurine) und Hechten (*Esox lucius* L.) // Arch. Hydrobiol. 1964. Bd 28, Suppl. 5. S. 183—244.

**Braum E.** Ecological aspects of the survival of fish eggs, embryos and larvae // Ecology of freshwater fish production. New York, 1978, p. 102—136.

**Cooley J. M., Minns Ch. K.** Production and egg development time of freshwater Copepods // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35, N 10. P. 1322—1329.

**Davidson J.** On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures // J. Anim. Ecol. 1944. Vol. 13, N 1. P. 26—28.

**Edmondson W. T.** Reproductive rates of Rotifers in natural populations // Mem. Ist. ital. idrobiol. 1960. Vol. 12. P. 21—77.

**Finlay B. J.** The dependence of reproductive rate on cell size and temperature in freshwater ciliated Protozoa // Oecologia. 1977. Vol. 30, N 1. P. 75—81.

**Forrester C. R., Alderdice D. F.** Effect of salinity and temperature on embryonic development of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1966. Vol. 23, N 3. P. 319—340.

**Gilson M.** The effect of constant and changing temperature on the development rates of the eggs and larvae of *Ostertagia ostertagi* // J. Therm. Biol. 1981. Vol. 6, N 4. P. 389—394.

**Goel H. C., Tarshar B. D.** Effect of temperature on the development of *Indoplanorbis exustus* (Mollusca, Pulmonata) // J. Invertebr. Pathol. 1979. Vol. 33, N 3. P. 378—380.

**Grainger J. N. R.** Effect of constant and cycling temperature on ectoderms // J. Therm. Biol. 1981. Vol. 6, N 4. P. 353—354.

**Higurasi T., Tauti M.** On the relation between temperature and rate of development of fish eggs // J. Imper. Fish. Inst. 1925. Vol. 21, N 1. P. 1—16.

**Humpesch U. H.** Effect of temperature on the hatching time of eggs of five *Ecdyonurus* spp. // J. Anim. Ecol. 1980. Vol. 49. P. 317—333.

**Humpesch U. H., Elliot J. M.** Effect of temperature on the hatching time of eggs of three *Ritrogena* sp. // J. Anim. Ecol. **1980**. Vol. 49. P. 643—661.

**Janisch E.** Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin, **1927**. 385 S.

**Kajiyama E.** On the influence of temperature upon the development of eggs of *Pagrus major* // J. Imper. Fish. Inst. **1929**. Vol. 24, N 5. P. 109—113.

**Kawajiri M.** The optimum temperature of the water for the hatching of the eggs of trout // J. Imper. Fish. Inst. **1927a**. Vol. 23, N 3. P. 14—19.

**Kawajiri M.** On the optimum temperature of water for hatching the eggs of rainbow trout // J. Imper. Fish. Inst. **1927b**. Vol. 23, N 3. P. 54—64.

**Kawajiri M.** On the influence of variation on temperature of water on the development of fish-eggs // J. Imper. Fish. Inst. **1928a**. Vol. 24. P. 1—4; **1928b**. Vol. 24. P. 65—73.

**Krogh A.** The influence of the temperature on the rate of embryonic development // Ztschr. allg. Physiol. **1914**. Bd 16. S. 163—177.

**Leiner M.** Die Entwicklungsdauer der Eier des Dreistacheligen Stichlings in ihrer Abhängigkeit der Temperatur // Ztschr. vergl. Physiol. **1932**. Bd 16. S. 590—605.

**Lillelund K.** Versuche zur Erbrütung der Eier vom Hecht *Esox lucius* L., on Abhängigkeit von Temperatur und Licht // Arch. Fischereiwiss. **1967**. Bd 17, N 2. S. 95—113.

**Lindroth A.** Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht // Mitt. Anst. Binnenfischer. Drottningholm. **1946**. Bd 24. S. 1—173.

**McLaren I. A.** Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration // J. Fish. Res. Board Can. **1963**. Vol. 20, N 3. P. 685—727.

**McLaren I. A.** Temperature and frog eggs: a reconsideration of metabolic control // J. Gen. Physiol. **1965**. Vol. 48, N 5. P. 1071—1079.

**McLaren I. A.** Primary production and nutrients in Ogac Lake, a landlocked fiord on Baffin Island // J. Fish. Res. Board Can. **1969**. Vol. 26, N 6. P. 1561—1576.

**Mitchell W. H.** The division rate of *Paramecium* in relation to temperature // J. Exp. Zool. **1929**. Vol. 54, N 3. P. 383—410.

**Nakai N.** On the influence of the temperature upon the hatching of eggs of *Hypoglossus olidus* Pall // J. Imper. Fish. Inst. **1928a**. Vol. 23, N 5. P. 125—129.

**Nakai N.** On the influence of temperature upon the hatching of eggs of *Plecoglossus altivelis* // J. Imper. Fish. Inst. **1928b**. Vol. 24, N 1. P. 28—36.

**Nielsen E. T., Evans D. G.** Duration of the pupal stage of *Aedes taeniorhynchus* with a discussion of the velocity of development as a function of temperature // Oikos. **1960**. Vol. 11, fasc. 2. P. 200—222.

**Phelps A.** Growth of Protozoa in pure culture. III. Effect of temperature upon the division rate // J. Exp. Zool. **1946**. Vol. 102, N 3. P. 277—292.

**Pourriot R., Deluzarches M.** Recherches sur la biologie des Rotifères // Ann. Limnol. **1971**. Vol. 7, N 1. P. 525—552.

**Pratt D. M.** Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures // Biol. Bull. **1943**. Vol. 85, N 2. P. 116—140.

**Rigler F. H., Cooley J. M.** The use of field data to derive population statistics of multivoltine Copepods // Limnol. and Oceanogr. **1974**. Vol. 19, N 4. P. 636—655.

**Salich T., Al-Habib O., Al-Habib W., AlZako S., Ali T.** The effect of constant and changing temperature on the development of eggs of the freshwater snail *Limnaea auricularia* // J. Therm. Biol. **1981**. Vol. 6, N 4. P. 379—388.

**Waringer J. A., Humpesch U. H.** Embryonic development, larvae growth and life cycle of *Coenagrion puella* (Odonata, Zygoptera) from an Austrian pond // Freshwater Biol. **1984**. Vol. 14, N 4. P. 385—399.

**Wear R. G.** Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the and success of embryonic development // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. **1974**. Vol. 54, N 3. P. 745—762.

**Yamamoto T.** Influence of temperature on the embryonic development of the carp // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. **1933**. Vol. 2, N 4.

# ИЗУЧЕНИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ ГИДРОБИОНТОВ В ОЗЕРАХ И ЗНАЧЕНИЕ СРАВНИТЕЛЬНО-ЛИМНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

*М. Б. Иванова*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Исследование зависимости биотических характеристик озерных экосистем от абиотических условий всегда привлекало внимание гидробиологов. В лимнологии давно сложилось представление, что трофический тип озера связан с его средней глубиной, температурным режимом и особенностями поверхностного стока. В 50—70-х гг. XX в. появилось большое количество работ, авторы которых пытались найти и описать с помощью уравнений (преимущественно линейной или степенной функции) количественные закономерности между биологическими показателями и абиотическими условиями. В качестве индикаторов общей биологической продуктивности водоемов использовались данные по биомассе фито- и зоопланктона, суммарной биомассе планктона (сетной планктон), зообентоса, ихтиомассе или уловам рыб. Сошлюсь в качестве примера только на некоторые исследования. Роусон (Rawson, 1955) рассчитал уравнение зависимости массы сетного планктона, зообентоса и улова рыб от средней глубины для больших озер Канады. Норкот и Ларкин (Northcote, Larkin, 1956) для 100 озер Британской Колумбии получили зависимость между объемом сетного планктона и температурой эпилимниона в летний период. На том же материале позднее было рассчитано уравнение зависимости массы планктона от величины общей минерализации (Topping, 1975). Паталас (Patalas, 1975) нашел тесную корреляцию между численностью и биомассой планктонных ракообразных и температурой эпилимниона в Великих американских озерах.

Особенность всех полученных зависимостей заключалась в их узкорегиональном характере, ограничивающем возможность их применения. Так, Норкот и Ларкин выделили в Британской Колумбии 10 лимнических регионов, а рассчитанные ими уравнения описывали озера только одного региона. Найденная Роусоном зависимость справедлива для озер Саскачевана и Британской Колумбии с площадью от 1.3 до 19.4 км<sup>2</sup> и средней глубиной от 5.1 до 249 м. Для озер тех же географических областей, но с меньшей площадью и средней глубиной (от 2.6 до 8.5 м) эта зависимость не может быть использована. Иначе говоря, как это особенно хорошо видно на примере цитированной выше работы Паталаса, тесная корреляция между одним изолированно рассматриваемым фактором и биологическими показателями продуктивности озер может быть получена только в том случае, когда анализируемая группа водоемов достаточно сходна по всем остальным условиям.



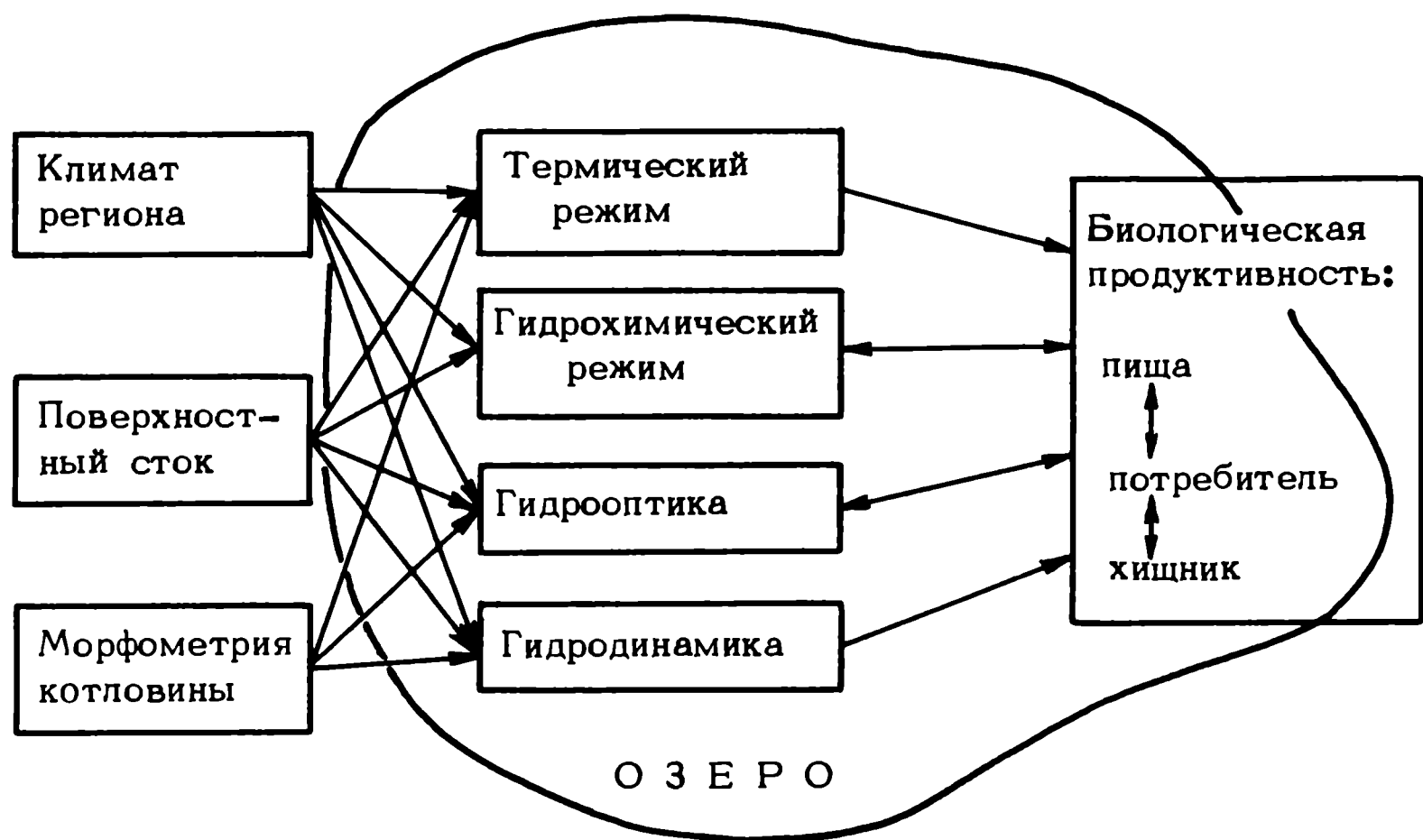


Рис. 1. Схема взаимодействия абиотических и биотических условий в озере.

Даже сильно упрощенная схема взаимоотношений условий лимнического региона, абиотических условий в водоеме и его биологического режима (рис. 1) показывает, что выделить действие одного какого-то фактора чрезвычайно трудно. Поэтому графическое изображение зависимости между отдельными абиотическими факторами и каким-либо биологическим показателем, как правило, представляет собой сплошной массив точек, ограниченный осями графика и огибающей кривой. Примером могут служить графики зависимости биомассы планктонных ракообразных и уловов рыб от средней глубины озера и прозрачности воды по диску Секки (рис. 2, 3). При построении этих графических зависимостей были использованы данные для озер Северо-Запада европейской части СССР (Баранов, 1951, 1958; Озера Карелии, 1959; Фауна озер Карелии, 1965; Андроникова, 1968, 1973; Озера различных ландшафтов. ., 1968, 1969; Биологическая продуктивность эвтрофного озера, 1970; Биологическая продуктивность северных озер, 1975; Водные ресурсы Карелии. ., 1975; Рыбохозяйственный кадастр. ., 1975), Швеции, Норвегии и Исландии (Nilsson, Pejler, 1973; The lake Övre Heimdals. . 1978; Ecology. ., 1979), Хакасии (Озера Хакасии. . 1976), Монголии (Рыбы МНР, 1983), Северной Америки (Rawson, 1955, 1960, 1961; Northcote, Larkin, 1956; Sparrow, 1966; Patalas, 1971, 1975; Ryder, 1972; Patalas, Salki, 1973; Sprules, 1975, и др.) Аналогичные графики в результате анализа данных по озерам, исследованным сотрудниками ГосНИОРХ, были получены ранее Л. В. Широковым (1982). Он справедливо отмечал, что на истинный характер действия абиотических факторов на биологические показатели (в цитируемой статье — биомасса зоопланктона, зообентоса) указывает форма огибающих кривых. Ниже огибающих кривых расположены точки для тех озер, продуктивность которых лимитируется другими факторами. При

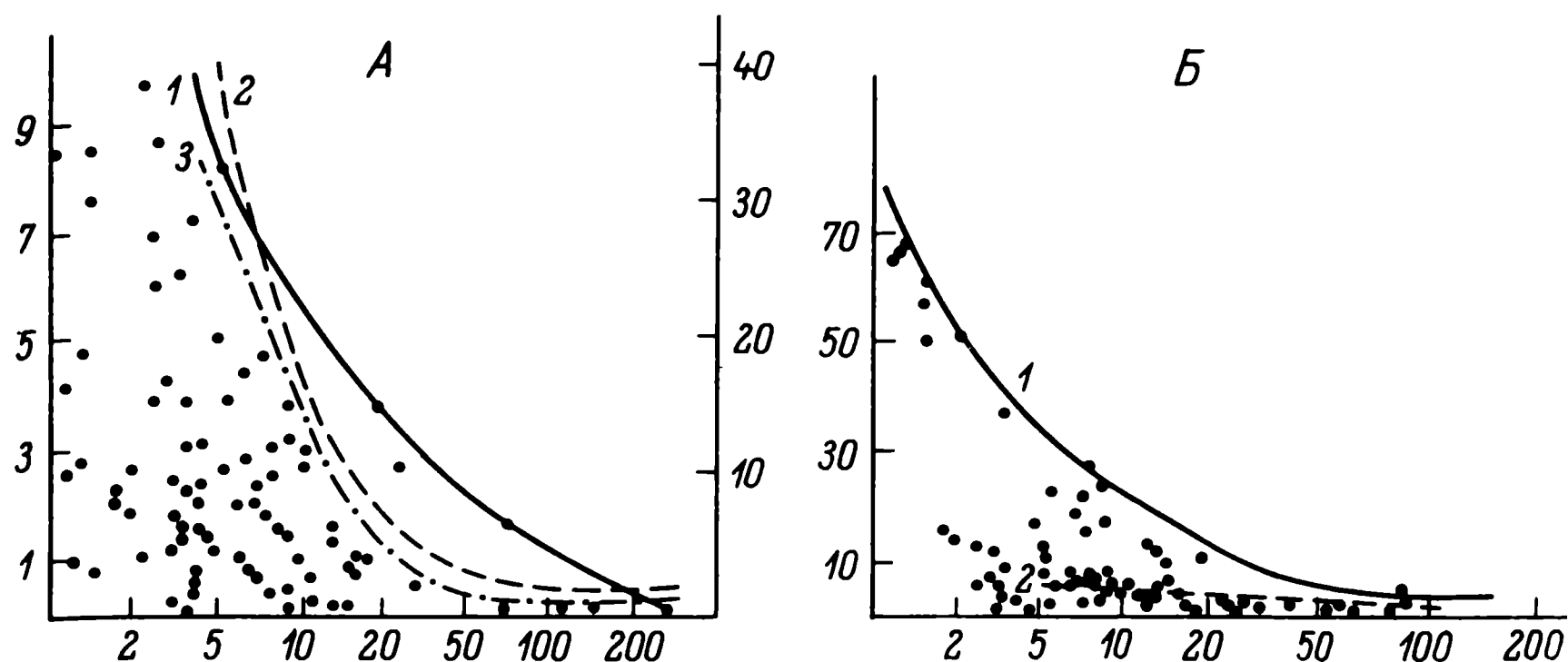


Рис. 2. Связь среднелетней биомассы гидробионтов и уловов рыб за год со средней глубиной в озерах умеренного климата.

А — связь биомассы зоопланктона и зообентоса со средней глубиной: 1 — кривая, огибающая поле распределения точек биомассы зоопланктона (по данным автора статьи); 2 — такая же кривая по Л. В. Широкову (1982), 3 — кривая, огибающая поле распределения точек по биомассе зообентоса, по Широкову (1982). Б — связь уловов рыб со средней глубиной: 1 — кривая, огибающая поле распределения точек уловов (по данным автора статьи), 2 — линия регрессии, рассчитанная по уравнению Раусона (Rawson, 1955). На оси абсцисс — средняя глубина озер, м (масштаб логарифмический), на оси ординат — биомасса зоопланктона, г/м<sup>3</sup> (рис. 2, А, слева), биомасса зообентоса, г/м<sup>2</sup> (рис. 2, А, справа), уловы рыб, кг/га (рис. 2, Б).

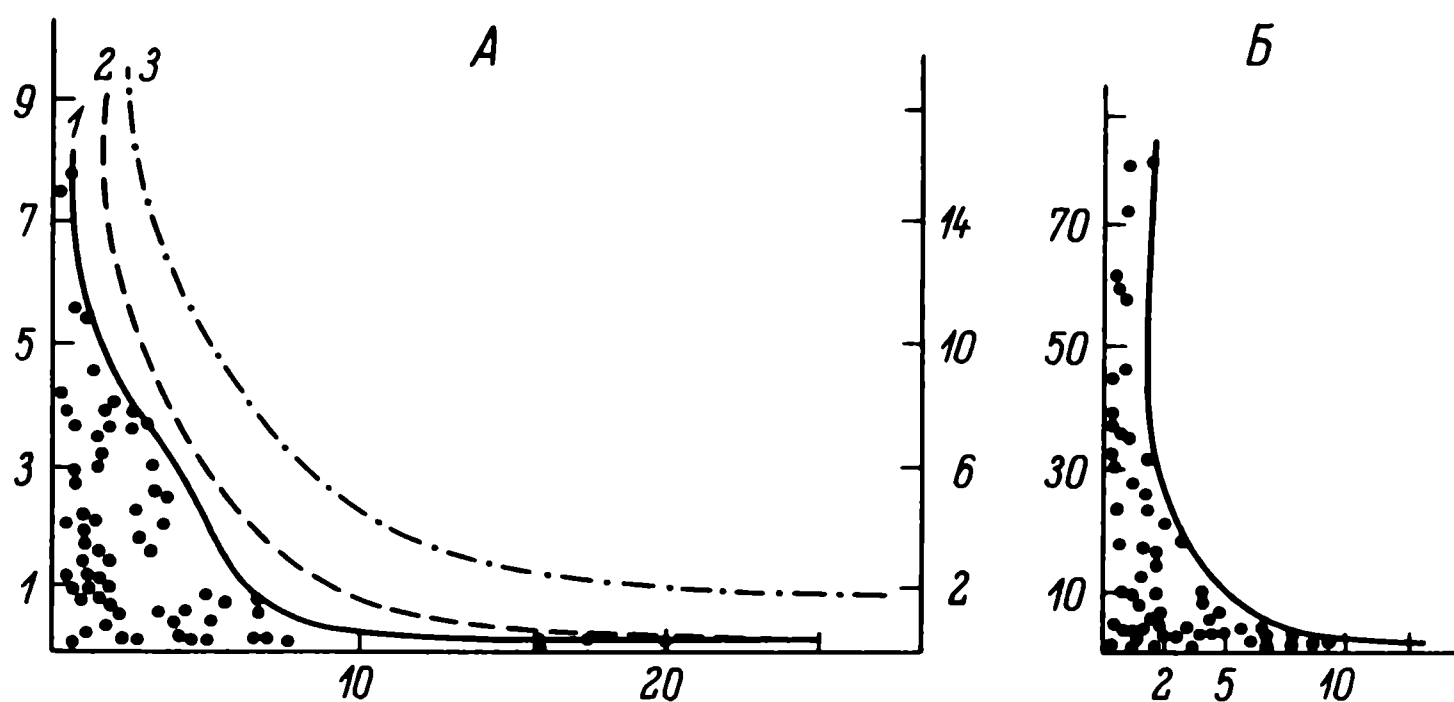


Рис. 3. Связь среднелетней биомассы гидробионтов и уловов рыб с прозрачностью воды по диску Секки в озерах умеренного климата.

А — связь биомассы зоопланктона и зообентоса с прозрачностью: 1, 2 и 3 как на рис. 2, А. Б — связь уловов рыб с прозрачностью. На оси абсцисс — прозрачность по диску Секки, м; на оси ординат — то же, что на рис. 2.

аппроксимировании таких массивов данных с помощью привычных для гидробиологов линейных и степенных зависимостей, естественно, не может быть получено тесных корреляций. Нельзя не согласиться с мнением Норкота и Ларкина, что получение линейных зависимостей между абиотическими факторами и биомассой гидробионтов вообще оказалось возможным только потому, что существует небольшое количество больших глубоких холодновод-

ных озер, в которых никогда не отмечались высокие биомассы планктона, бентоса и рыб. Иной метод обработки экспериментальных данных предложен Л. В. Широковым в цитированной выше работе, который рассчитал уравнение, описывающее форму огибающих кривых, используя для этого только крайние максимальные значения биомасс.

Анализ связи отдельных абиотических условий с биомассой фито- и зоопланктона, зообентоса, ихтиомассой содержится в недавно вышедшей монографии С. П. Китаева (1984). Обобщив материалы по большому количеству водоемов Северо-Запада Европы (более 4000 водоемов), он рассчитал средние арифметические значения отдельных показателей для озер разных ландшафтно-климатических зон (тундры, тайги, смешанных лесов). Далее С. П. Китаев попарно сравнивал различные характеристики и получил серию таблиц и графиков, которые в конечном итоге, по мнению автора, могут быть использованы для прогнозирования возможного вылова рыбы. Не желая в какой-либо степени умалить общее значение рассматриваемой работы, заметим только, что в данном случае средняя арифметическая величина не может служить характеристикой озер отдельной ландшафтной зоны в связи с большой разнохарактерностью озер в пределах зоны, обуславливающей форму кривой распределения частот по выбранному признаку (рис. 4, А, Б). Опубликованные в монографии таблицы убедительно свидетельствуют о разнообразии лимнологических типов озер, расположенных в одном регионе. Можно предположить, что если бы на графики наносились не средние арифметические (рис. 5), а исходные данные, были бы получены массивы точек, ограниченные осями графика и огибающей кривой, сходные с приведенными на рис. 2 и 3.

Все сказанное не означает, что следует полностью отказаться от изучения связей между биомассой гидробионтов и изолированными абиотическими факторами. Необходимо только правильно и разумно интерпретировать получаемые результаты, учитывая, что влияние факторов носит характер лимитирования. Весьма вероятно, что, получив серию уравнений, описывающих огибающие кривые, как это было предложено Л. В. Широковым, гидробиологи получат возможность выявить факторы, лимитирующие общую продуктивность и количественное развитие отдельных сообществ в условиях конкретного водоема. В настоящее время анализ имеющихся материалов позволяет с достаточной уверенностью сказать, что наиболее благоприятными условиями для зоопланктона можно считать следующие: средняя глубина озера до 5 м, прозрачность воды не более 2 м, температура эпилимниона в июле—августе выше 17 °С, рН от 6.8 до 7.2, общая минерализация не менее 100 мг/л, интенсивность водообмена не более 10 раз за год.

Одновременно с изучением отдельных изолированных факторов гидробиологи пытались найти пути описания суммарного влияния условий на количественное развитие гидробионтов, в частности

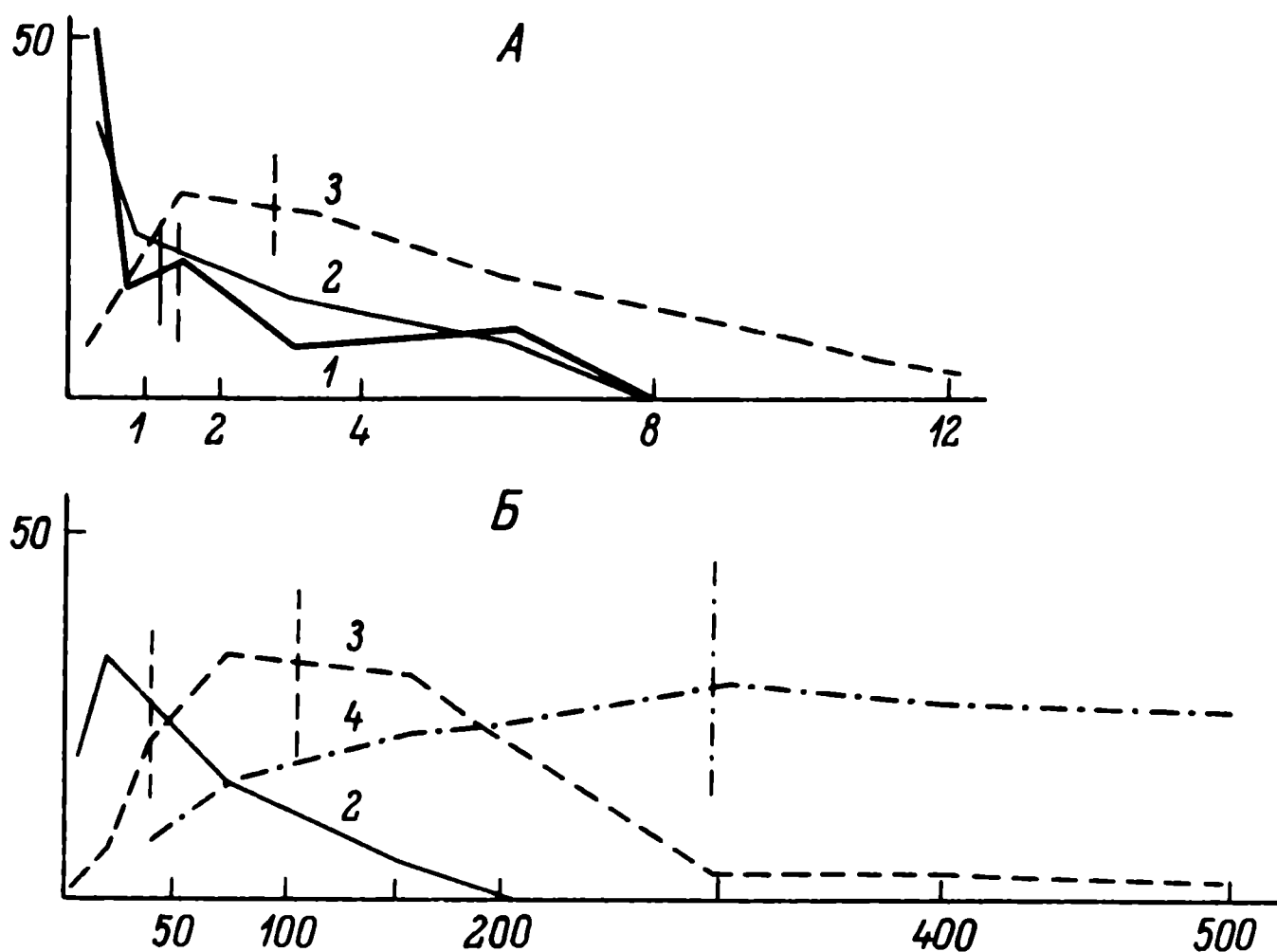


Рис. 4. Статистическое распределение озер Северо-Запада Европы по биомассе зоопланктона (А) и ихтиомассе (Б) по данным С. П. Китаева (1984).

1 — тундра, 2 — тайга, 3 — смешанный лес, 4 — степь. Вертикальными линиями обозначено положение средней арифметической величины данных распределений. На оси абсцисс — биомасса зоопланктона (А),  $\text{г/м}^3$ , ихтиомасса (Б),  $\text{кг/га}$ ; на оси ординат — частоты распределения, % от числа изученных озер.

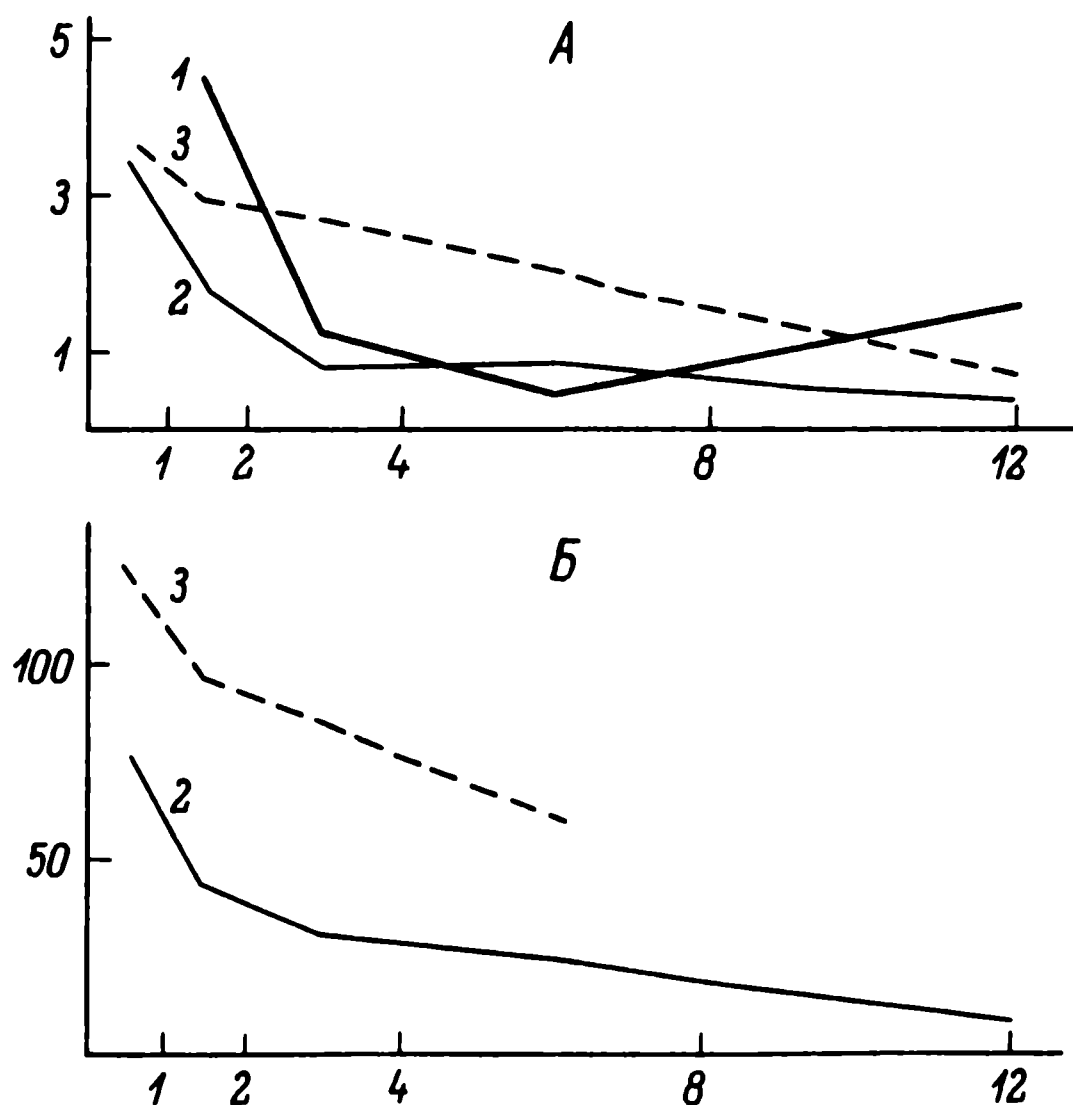


Рис. 5. Зависимость биомассы зоопланктона (А) и ихтиомассы (Б) от прозрачности воды по диску Секки по данным Китаева (1984).

1, 2, 3 — как на рис. 4. На оси абсцисс — прозрачность воды по диску Секки, м; на оси ординат — биомасса зоопланктона (А),  $\text{г/м}^3$ , ихтиомасса (Б),  $\text{кг/га}$ .

используя метод множественной корреляции (Northcote, Larkin, 1956; Patalas, 1971; Topping, 1975) Однако, так как в основе использованного этими авторами метода лежало предположение о линейном характере зависимости между отдельными факторами и выбранными биологическими показателями (или линейной связи между логарифмами анализируемых величин), что не всегда отвечало истинному характеру связей, то и коэффициенты корреляции полученных множественных регрессий оказались довольно низкими (от 0.3 до 0.6). При использовании такой же предпосылки о линейности связи аналогичные результаты были получены и нами при обработке материалов по перечисленным выше озерам (см. таблицу)

**Корреляционные матрицы зависимости биомассы планктонных ракообразных от абиотических факторов среды**

Общий вид уравнения:  $\lg y = A + a_1 \lg x_1 + a_2 \lg x_2 + a_3 \lg x_3$ ;  $R^2 = 0.70$  (коэффициент Фишера);  $F = 19.23$  (табличное значение 3.25)

| Факторы                    | Диапазон | Обозначения | Факторы |       |       |       |
|----------------------------|----------|-------------|---------|-------|-------|-------|
|                            |          |             | $y$     | $x_1$ | $x_2$ | $x_3$ |
| Биомасса, г/м <sup>3</sup> | 0.02—7.7 | $y$         | 1       |       |       |       |
| Средняя глубина, м         | 1.4—148  | $x_1$       | —0.57   | 1     |       |       |
| Прозрачность, м            | 0.5—8    | $x_2$       | —0.73   | 0.79  | 1     |       |
| Температура, °С            | 9.5—26   | $x_3$       | 0.78    | —0.68 | —0.68 | 1     |

Общий вид уравнения:  $\lg y = A + a_1 \lg x_1 + a_2 \lg x_2 + a_3 \lg x_3 + a_4 \lg x_4 + a_5 \lg x_5$ ;  $R^2 = 0.61$ ;  $F = 13.9$  (5.45)

| Факторы                        | Диапазон                  | Обозначения | Факторы |       |       |       |       |       |
|--------------------------------|---------------------------|-------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                |                           |             | $y$     | $x_1$ | $x_2$ | $x_3$ | $x_4$ | $x_5$ |
| Биомасса, г/м <sup>3</sup>     | 0.02—7.7                  | $y$         | 1       |       |       |       |       |       |
| Площадь озера, км <sup>2</sup> | 0.64—80500                | $x_1$       | —0.17   | 1     |       |       |       |       |
| Средняя глубина, м             | 1.4—148                   | $x_2$       | —0.37   | 0.79  | 1     |       |       |       |
| Температура, °С                | 9.5—26                    | $x_3$       | 0.05    | 0.46  | 0.35  | 1     |       |       |
| Прозрачность, м                | 0.5—8                     | $x_4$       | —0.60   | 0.35  | 0.66  | 0.19  | 1     |       |
| Улов рыб, г/м <sup>3</sup>     | $3.4 \cdot 10^{-3}$ —6.21 | $x_5$       | 0.60    | —0.70 | —0.09 | —0.14 | —0.71 | 1     |

Считаем необходимым обратить внимание на то, что у цитированных выше американских и канадских авторов при подборе водоемов соблюдалась строгая региональность. Обработанные нами данные относились к озерам разного типа, расположенным в самых различных географических и климатических областях. Схожесть полученных результатов свидетельствует, что в данном случае соблюдение принципа строгой региональности не способствовало получению более высокой корреляции и не дало ощутимых преимуществ.

Среди исследований, посвященных связи между биологическими показателями и суммарным воздействием на них нескольких факторов, особого внимания заслуживает использование морфоэдафического индекса, предложенного Ридером (Ryder, 1965). Морфоэдафическим индексом (МЭИ) этот автор назвал отноше-



ние общей минерализации воды  $\Sigma_n$ , выраженной в мг/л, к средней глубине водоема  $\bar{Z}$ , м. Таким образом, МЭИ связывает две базисные группы факторов, определяющих тип водоема: поверхностный сток и морфометрию.

Многочисленные исследования, проведенные за последние 20 лет преимущественно в США и Канаде и подытоженные на специальном симпозиуме в Нью-Мехико в 1981 г. (Ryder, 1982), показали, что, используя МЭИ, можно прогнозировать потенциальную рыбопродуктивность озер и водохранилищ. Как можно заметить, в расчет этого индекса не вошла группа факторов, связанных с климатическими характеристиками региона (если не считать того, что общая минерализация воды в какой-то степени связана с климатическими характеристиками через скорость испарения воды с поверхности водоема). Между тем одним из важнейших факторов, влияющих на количественное развитие гидробионтов, безусловно служит температурный режим водоема, в становлении которого решающую роль играет именно комплекс климатических условий. С климатическими особенностями региона тесно связан и оптический режим водоема. Поэтому наилучшие результаты были получены при применении МЭИ для прогнозирования рыбопродуктивности водоемов одной климатической зоны, но разных лимнических регионов (Oglesby, Jenkins, 1982). В дальнейшем Ридер и его последователи в уравнение зависимости рыбопродуктивности от МЭИ вводили дополнительные члены или поправочные коэффициенты, так или иначе характеризующие климат (Henderson et al., 1973; Matuszek, 1978; Jenkins, 1982; Schlesinger, Regier, 1982, 1983; Youngs, Heimbach, 1982, и др.). Индекс Ридера был также успешно применен для определения потенциального улова креветок (Turner, 1977). Показано, что он коррелирует с первичной продукцией озер (Henderson et al., 1973).

Безусловно, МЭИ не может рассматриваться как универсальный способ определения продуктивности водоемов, на что указывал и его автор (Ryder, 1982). Однако его простота и сама идея — объединить в одном показателе главные группы базисных факторов, несомненно заслуживают самого пристального внимания. Недаром МЭИ рассматривают как пример «высоко интегрированных и обобщенных моделей экологических систем» (Kegg, 1982).

Один из ведущих лимнологов мира Риглер, обсуждая вопрос о принятых в гидробиологии и промысловой ихтиологии теоретических представлениях и используемых методах прогнозирования продуктивности водных экосистем, подчеркнул, что объединение интересов гидробиологов и ихтиологов возможно на базе так называемой «эмпирической лимнологии» (Rigler, 1982). Под этим термином Риглер подразумевал систему простых эмпирических зависимостей, полученных путем сопоставления результатов изучения большого числа водоемов (как в случае МЭИ) или путем проведения экспериментальных работ (как хорошо известные экологические зависимости скорости обмена от массы тела или массы

тела от размеров и т. д.). На основе таких зависимостей могут быть созданы прогностические модели водных экосистем, перед которыми не ставится цель ответить на вопросы о причинах происходящих процессов, но с помощью которых можно предсказать, какие уловы следует ожидать в данном водоеме.

При построении прогнозов данные сравнительно-лимнологических и трофодинамических исследований должны дополнять друг друга. Так, пользуясь имеющимися в настоящее время и теми, которые будут получены в будущем, зависимостями между абиотическими факторами и биомассой гидробионтов, можно рассчитать потенциально возможный в конкретном озере улов рыб или ожидаемый уровень биомассы сообществ гидробионтов. Однако эти соотношения не могут дать непосредственно информацию об энергетическом балансе водоема, скорости трансформации энергии или круговороте веществ. Это относится к области экологических исследований. Вряд ли также целесообразно, используя эмпирические связи между абиотическими условиями и биологическими показателями, пытаться дать ответ на вопрос, какие изменения произойдут в экосистеме озера при посадке в озеро пеляди дополнительно к рыбам-аборигенам, так как в этом случае существенное изменение биотических соотношений между трофическими уровнями не будет сопровождаться заметными изменениями абиотических условий в водоеме. Однако, с другой стороны, если при изучении продукции трофических уровней обнаруживается, например, что продукция планктонных фильтраторов составляет всего 2 % от первичной продукции фитопланктона вместо 8—10 %, по-видимому, будет полезно выяснить, какие из абиотических факторов могут лимитировать развитие зоопланктона в данном водоеме, а не ограничиваться исследованием биотических связей: корм—потребитель—хищник. Сравнительно-лимнологические исследования должны найти применение при составлении прогнозов изменения биотических условий в водоемах вследствие проведения мелиоративных работ, вызывающих нарушение гидрохимического, гидродинамического и т. д. режимов в озерах (Широков, 1982).

Объем статьи не дает возможности детально остановиться на роли абиотических факторов в формировании биологического режима озер и подробно рассмотреть на примере конкретных работ взаимоотношения сравнительно-лимнологических и трофодинамических направлений исследования. Основные выводы данного краткого обзора можно сформулировать в следующих положениях.

1. Воздействие каждого отдельно рассматриваемого абиотического фактора на количественное развитие гидробионтов носит характер лимитирования. Поэтому нецелесообразно использовать для обработки таких связей стандартные линейные частные или множественные корреляции, которые приняты для аппроксимации функциональных зависимостей, полученных при трофодинамических исследованиях. Необходимо разработать математический аппарат применительно к задачам сравнительной лимнологии,

с помощью которого можно было бы легко выделить лимитирующие факторы в конкретном озере.

2. Сравнительно-лимнологические исследования требуют обобщения возможно большего числа наблюдений на водоемах. Это затруднительно без создания соответствующего банка лимнологической информации, который должен объединить материалы, находящиеся сейчас в пользовании различных институтов и учреждений.

3. Сравнительно-лимнологические и трофодинамические (биолого-продукционные) исследования на водоемах должны дополнять друг друга с превалированием того или иного направления в зависимости от поставленной цели работы.

## ЛИТЕРАТУРА

**Андроникова И. Н.** Зоопланктон гумифицированных озер Карельского перешейка: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968. 14 с.

**Андроникова И. Н.** Биолимнологические черты гумифицированных озер умеренной зоны СССР // Вопросы современной лимнологии. Л., 1973. С. 159—182.

**Баранов И. В.** Биогидрохимические факторы водной среды некоторых озер бассейна р. Шуя // Учен. зап. ЛГУ. 1951. Сер. биол. наук. № 142, вып. 29. С. 235—266.

**Баранов И. В.** Классификация озер Карело-Кольской лимнологической области // Рыб. хоз-во Карелии. 1958. Вып. 7. С. 180—193.

**Биологическая продуктивность северных озер.** Л., 1975. Ч. 1. 227 с.; Ч. 2. 181 с.

**Биологическая продуктивность эвтрофного озера.** М., 1970. 201 с.

**Водные ресурсы Карелии и их использование.** Петрозаводск, 1975. 399 с.

**Китаев С. П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 206 с.

**Озера Карелии.** Справочник. Петрозаводск, 1959. 619 с.

**Озера различных ландшафтов Северо-Запада СССР.** Л., 1968. Ч. 1. 211 с. 1969. Ч. 2. 300 с.

**Озера Хакасии и их рыбохозяйственное значение.** Красноярск, 1976. 205 с.

**Рыбохозяйственный кадастр малых озер Ленинградской области.** Л., 1977. 168 с.

**Рыбы Монгольской Народной Республики.** М., 1983. 271 с.

**Широков Л. В.** К разработке методики составления экологических прогнозов // Выращивание ценных видов рыб для вселения в водохранилища. Л., 1982. С. 178—188. (Тр. ГосНИОРХ; Т. 180).

**Фауна озер Карелии: Беспозвоночные.** М.; Л., 1965. 311 с.

**Ecology of the eutrophic subarctic lake Mývath and the river Laxa // Oikos.** 1979. Vol. 32. 308 p.

**Henderson H. F., Ryder R. A., Kundhongania A. W.** Assessing fishery potentials of lakes and reservoirs // J. Fish. Res. Board Can. 1973. Vol. 30, N 12, pt 2. P. 2000—2009.

**Jenkins R. M.** The morphoedaphic index and reservoir fish production // Trans. Amer. Fish. Soc. 1982. Vol. 111, N 2. P. 133—140.

**Kerr S. R.** The role of external analysis in fisheries science // Trans. Amer. Fish. Soc. 1982. Vol. 111, N 2. P. 165—170.

**Matuszek J. E.** Empirical predictions of fish yields of large North American lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1978. Vol. 107, N 4. P. 385—394.

**Nilsson N. A., Pejler B.** On the relation between fish fauna and zooplankton composition in North Swedish lakes // Publ. Inst. Fresh. Res. Drottingholm. 1973. Rept. N 53. P. 51—77

**Northcote T. G., Larkin P. A.** Indices of productivity in British Columbia lakes // J. Fish. Res. Board Can. **1956**. Vol. 13, N 4. P 515—540.

**Oglesby R. T., Jenkins R. M.** The morphoedaphic index — concepts and practices // Trans. Amer. Fish. Soc. **1982**. Vol. 111, N 2. P 133—140.

**Patalas K.** Crustacean plankton communities in forty-five lakes in the experimental lakes area, Northwestern Ontario // J. Fish. Res. Board Can. **1971**. Vol. 28, N 2. P. 231—244.

**Patalas K.** The crustacean plankton communities of fourteen North American Great Lakes // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. **1975**. Vol. 19. P. 505—511.

**Patalas K., Salki A.** Crustacean plankton and the eutrophication of lakes in the Okanagan Valley, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. **1973**. Vol. 30, N 4. P 519—542.

**Rawson D. S.** Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. **1955**. Vol. 12. P. 164—175.

**Rawson D. S.** A limnological comparison of twelve large lakes in northern Saskatchewan // Limnol. and Oceanogr. **1960**. Vol. 5, N 1. P 195—211.

**Rawson D. S.** A critical analysis of the limnological variables used in assessing the productivity of northern Saskatchewan lakes // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. **1961**. Vol. 14. P. 160—166.

**Rigler F. H.** The relation between fisheries management and limnology // Trans. Amer. Fish. Soc. **1982**. Vol. 111, N 2. P. 121—132.

**Ryder R. A.** A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. **1965**. Vol. 94, N 3. P. 214—218.

**Ryder R. A.** The limnology and fishes of oligotrophic glacial lakes in North America (about 1800 A. D.) // J. Fish. Res. Board Can. **1972**. Vol. 29, N 6. P. 617—628.

**Ryder R. A.** The morphoedaphic index — use, abuse, and fundamental concepts // Trans. Amer. Fish. Soc. **1982**. Vol. 111, N 2. P. 154—164.

**Schlesinger D. A., Regier H. A.** Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. **1982**. Vol. 111, N 2. P. 141—150.

**Schlesinger D. A., Regier H. A.** Relationship between environmental temperature and yields of subarctic and temperate zone fish species // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. **1983**. Vol. 40, N 10. P. 1788—1803.

**Sparrow R. A. H.** Comparative limnology of lakes in the southern Rocky Mountain Trench, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. **1966**. Vol. 23, N 2. P. 1875—1895.

**Sprules W. G.** Factors affecting the structure of limnetic crustacean zooplankton communities in central Ontario lakes // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. **1975**. Vol. 19. P. 635—643.

**The lake Øvre Heimdalsvatn a subarctic freshwater ecosystems / Holartic Ecol.** **1978**. Vol. 1, N 2—3. 320 p.

**Topping M. S.** Effect of environmental factors on standing crop of plankton in British Columbia lakes // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. **1975**. Vol. 19. P. 524—529.

**Turner R. E.** Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp // Trans. Amer. Fish. Soc. **1977**. Vol. 106, N 3. P. 241—252.

**Youngs W. D., Heimbuch D. G.** Another consideration of the morphoedaphic index // Trans. Amer. Fish. Soc. **1982**. Vol. 111, N 2. P. 151—153.

# ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА И КЛАССИФИКАЦИЯ ОЗЕР

*В. В. Бульон*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Результаты количественных исследований первичной продукции планктона послужили той «главной осью», вокруг которой стала строиться современная система типологии озер. Г. Г. Винберг (1960), сопоставив материалы по первичной продукции водоемов европейской части СССР, выделил среди них четыре основных класса: 1) малопродуктивные, под которыми подразумеваются болотные (дистрофные) озера и олиготрофные; 2) мезотрофные; 3) эвтрофные; 4) высокоэвтрофные (политрофные). Годовые величины первичной продукции, положенные в основу классификации, составляли от 150 до 3500 ккал/м<sup>2</sup>. Лайкенс (Likens, 1975) на основании суточных значений первичной продукции под единицей площади выделил, кроме того, группу ультраолиготрофных озер.

К настоящему времени в результате интенсивных исследований водоемов разных регионов представления о границах их продуктивности существенно расширились. Стало ясно, что границы для олиготрофных и эвтрофных водоемов надо очерчивать с учетом их географического положения. Появилась необходимость выделить среди малопродуктивных водоемов олиготрофные озера высоких широт, среди высокопродуктивных — эвтрофные озера низких широт. По результатам исследований последних лет, охватывающих озера на территории СССР от 69 до 40° с. ш., пределы годовых величин первичной продукции составляют от 20 до 6500 ккал/м<sup>2</sup> (Бульон, 1983). Большая работа по детализации системы градации озер северных и умеренных широт выполнена С. П. Китаевым (1984).

Несмотря на то что классификация природных вод давно обсуждается в литературе, эта тема далеко не исчерпана. На современном этапе исследований первичной продукции происходят конкретизация и количественное описание закономерностей первичного продуцирования органических веществ по материалам, полученным на разнотипных водоемах. Выяснение закономерных связей первичной продукции с разнообразными показателями концентрации и интенсивности жизни в воде создает основу для разработки взаимосвязанных и дополняющих друг друга критериев трофического статуса водоемов. Достижения в этой области следует использовать для классификации природных вод.

Важно правильно выбрать среди показателей первичной продукции оптимальный, основополагающий критерий трофности водоемов. Практика показала, что система градации вод по содержанию хлорофилла *a* в планктоне ( $C_{хл}$ ) при определенных условиях точнее отражает их трофический статус, чем скорость фото-



синтеза, изменяющаяся под воздействием погодных условий. Опыт наблюдений на озерах разного типа позволил выделить характерные для каждого класса вод значения  $C_{хл}$  (Винберг, 1960; Захаренков, 1962). В олиготрофных водах концентрация хлорофилла  $a$  составляет обычно от 0.1 до 1, в мезотрофных от 1 до 10, в эвтрофных от 10 до 100 мкг/л, в гиперэвтрофных более 100 мкг/л. Разумеется, такое подразделение озер по содержанию хлорофилла  $a$  условно. Однако оно удобно тем, что граничные значения  $C_{хл}$  внутри каждого класса вод легко выражаются в виде степени с основанием, равным 10.

В последнее время наметилась тенденция пользоваться наряду с традиционной номенклатурной шкалой трофности водоемов нумерической системой, предложенной Карлсоном (Carlson, 1977). Достоинство нумерической шкалы в том, что она способна отражать непрерывный ряд трофических состояний в численном выражении (например, от 0 до 100). Карлсон выбрал в качестве основополагающего критерия трофности прозрачность воды по белому диску ( $S$ ), которая теоретически может изменяться в границах от 0.06 до 64 м. Этим крайним значениям  $S$  присвоены индексы трофического статуса 0 и 100.

Может быть, правильнее взять за основу градации водоемов прямой показатель степени развития фитопланктона — концентрацию хлорофилла  $a$ ? Допустим, что крайние значения  $C_{хл}$  для всех вод мира составляют 0.01 до 1000 мкг/л. Тогда индекс трофического состояния (ИТС) в шкале от 0 до 100 может быть легко оценен, согласно уравнению

$$\text{ИТС} = 20(2 + \lg C_{хл}). \quad (1)$$

По уравнению (1), принимая во внимание вышерассмотренное подразделение водоемов по  $C_{хл}$ , получаем для ультраолиготрофных водоемов ИТС от 0 до 20, для олиготрофных от 20 до 40, мезотрофных от 40 до 60, эвтрофных от 60 до 80, гиперэвтрофных от 80 до 100. Лучше всего изучены озера с концентрациями хлорофилла  $a$  от 0.1 до 100 мкг/л, поэтому в дальнейшем будут обсуждаться в основном озера с ИТС от 20 до 80.

Система градации вод по содержанию хлорофилла  $a$  в планктоне может быть преобразована в систему характерных для каждого типа вод величин первичной продукции. Для этого надо в первую очередь выяснить, в каком соотношении находятся значения  $C_{хл}$  и скорости фотосинтеза планктона на оптимальной глубине  $A_{opt}$ . По материалам из водоемов разных регионов автор пришел к выводу, что это соотношение можно выразить одним общим уравнением (Бульон, 1984)

$$A_{opt} = 30C_{хл}, \quad (2)$$

где  $A_{opt}$ , мкг С/(л · сут);  $C_{хл}$  мкг/л. Подставляя в уравнение (2) разные значения аргумента (от 0.1 до 100 мкг/л), находим, что в природных водах с разным уровнем трофии значения  $A_{opt}$  изме-

Содержание хлорофилла *a* ( $C_{хл}$ ), скорость фотосинтеза на оптимальной глубине ( $A_{opt}$ ) и первичная продукция под единицей площади ( $\Sigma A$ ) в «планктонных» и «детритных» озерах разной трофности (ИТС — индекс трофического статуса)

| ИТС | $C_{хл}$ , мкг/л | $A_{opt}$ ,<br>мкг С/л · сут | $\Sigma A$ , мг С/м <sup>2</sup> · сут |                      |
|-----|------------------|------------------------------|----------------------------------------|----------------------|
|     |                  |                              | «Планктонные»<br>озера                 | «Детритные»<br>озера |
| 20  | 0.1              | 3                            | 60                                     | 40                   |
| 40  | 1                | 30                           | 200                                    | 100                  |
| 60  | 10               | 300                          | 700                                    | 250                  |
| 80  | 100              | 3000                         | 2000                                   | 600                  |

няются в пределах от 30 до 3000 мкг С/л · сут (см. таблицу). Из (1) и (2) получаем

$$\text{ИТС} = 20 (0.52 + \lg A_{opt}). \quad (3)$$

В «планктонных» озерах, где светопроницаемость воды в значительной степени определяется концентрацией планктона и планктоногенного сестона, прозрачность воды находится в четко выраженной обратной зависимости от концентрации хлорофилла *a*. Она снижается в этих озерах от 20 до 0.7 м с увеличением  $C_{хл}$  от 0.1 до 100 мкг/л. Интегральная первичная продукция  $\Sigma A$  (в столбе воды), представляя функцию прозрачности воды и скорости фотосинтеза на оптимальной глубине, в первом приближении может быть оценена по уравнению (Бульон, 1983)

$$\Sigma A = A_{opt} S, \quad (4)$$

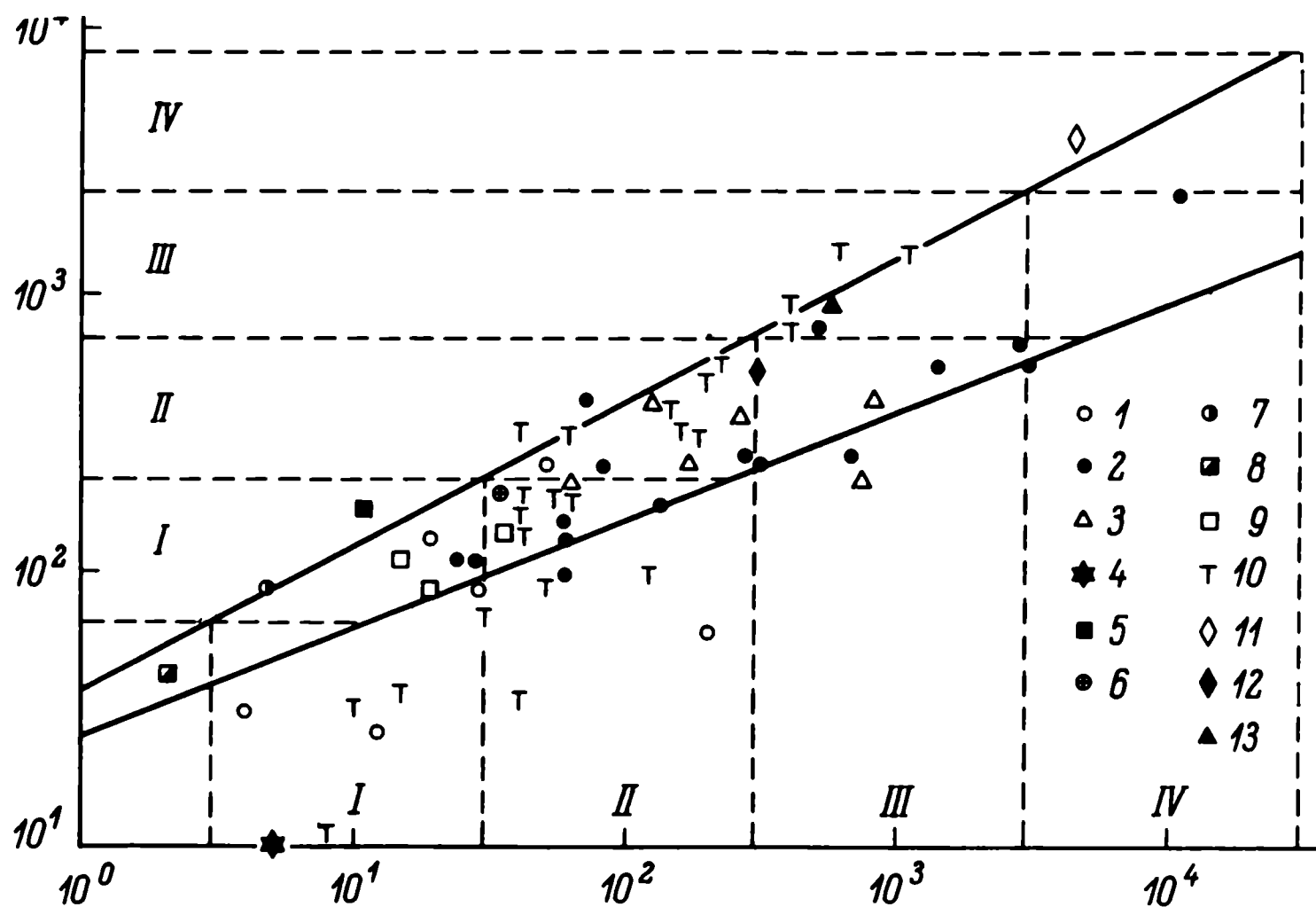
где  $\Sigma A$ , мг С/(м<sup>2</sup> · сут),  $A_{opt}$ , мкг С/(л · сут);  $S$ , м, исходя из характерных для разных групп вод величин  $A_{opt}$  и соответствующих им значений  $S$ . Из уравнения (4) видно, что интегральная первичная продукция варьирует в озерах разной трофности в следующих пределах: олиготрофные воды 60—200, мезотрофные 200—700, эвтрофные 700—2000 мг С/(м<sup>2</sup> · сут). Подчеркнем, что эти значения  $\Sigma A$  характерны для экосистем, в которых оптические свойства воды и продукционные характеристики фитопланктона тесно взаимосвязаны, иными словами, для тех систем, в которых основным фактором, контролирующим уровень первичной продукции под единицей площади, выступает самозатенение фотосинтезирующих организмов.

В природе отклонения от «планктонных» озер могут быть значительны. Ярким примером такого отклонения служат исследованные автором озера Монголии (Бульон, 1985), для которых характерны малые глубины и большие площади акваторий. Из-за большой открытости озер для ветрового перемешивания прозрачность воды в них определяется не столько степенью развития планктона, сколько содержанием суспензированных иловых частиц. Поэтому монгольские озера, как и многие другие крупные мелководные водоемы (назовем их «детритными»), по интегральным величинам

первичной продукции оказались менее продуктивными, чем озера «планктонного» типа, несмотря на их сходство по концентрациям хлорофилла  $a$  и скоростям фотосинтеза в единице объема воды (см. таблицу)

На рисунке показано, как соотносятся величины  $A_{opt}$  и  $\Sigma A$  в 62 водоемах разных регионов. Все точки на графике группируются около двух главных прямых, из которых верхняя представляет собой трофическую шкалу для водоемов, близких к «планктонному» типу. Нижняя объединяет в отдельную систему «детритные» водоемы, обогащенные бесхлорофильной взвесью. Расположение каждого отдельного водоема по отношению к этим двум прямым зависит от степени открытости акваторий для ветрового перемешивания водных масс и интенсивности поступления аллохтонных веществ. Чем сильнее воздействие на светопроницаемость воды суспензированных иловых частиц и аллохтонных веществ, тем ближе объект исследования к нижней прямой. Значительно ниже этой оси располагаются данные только для тех водоемов, в которых первичная продукция, отнесенная к единице поверхности, лимитируется не только проникновением света вглубь, но также средней глубиной котловины.

Все сказанное означает, что при фиксированных значениях  $A_{opt}$  интегральные величины первичной продукции изменяются прежде всего в зависимости от соотношения аллохтонных и авто-



Соотношение величин скорости фотосинтеза на оптимальной глубине и интегральной первичной продукции (в столбе воды) в озерах разного типа.

*I* — олиготрофные, *II* — мезотрофные, *III* — эвтрофные, *IV* — гиперэвтрофные. 1 — озера Памира, 2 — Монголии, 3 — Бурятии, 4 — арктическое озеро, 5 — оз. Иссык-Куль, 6 — оз. Байкал (по собственным данным автора), 7 — оз. Тахо (США), 8 — оз. Валдо (США), 9 — озера Полярного Урала, 10 — Карелии и Кольского п-ова, 11 — Волгоградское водохранилище, 12 — оз. Кара-Куль, 13 — оз. Дривяты (Бульон, 1983). На оси абсцисс — скорость фотосинтеза на оптимальной глубине,  $\text{мкг С}/(\text{л} \cdot \text{сут})$ ; на оси ординат — интегральная первичная продукция,  $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ .

хтонных веществ в сестоне и, конечно, от степени окрашенности воды. Поэтому, например, среди водоемов, классифицируемых по скорости фотосинтеза в единице объема воды как мезотрофные (см. рисунок), могут быть как мезотрофные, так и малопродуктивные, если в качестве критерия трофности использовать первичную продукцию под  $1 \text{ м}^2$ . Аналогичная ситуация складывается и в других классах вод. Это затрудняет оценку трофического статуса тех объектов, которые в силу своих региональных особенностей существенно отличаются от «планктонных» озер, послуживших основой традиционной классификации. Совершенно очевидно, что единая для всех регионов мира классификация вод, в которой совпадали бы концентрационные и интегральные показатели первичной продукции, остается нереальной. Можно согласиться в какой-то мере с выводом Смита (Smith, 1979) о преимуществе выражения продуктивности в волюметрических величинах фотосинтеза, так как по сравнению с интегральными величинами они более чувствительны к изменениям в водной среде. Можно предложить компромиссное решение вопроса — признать сосуществование двух трофических шкал. Одна из них подразделяет водоемы по величинам  $A_{opt}$ , другая — по величинам  $\Sigma A$ . Преимущество той или иной шкалы определяется задачей исследований. Для выяснения степени эвтрофикации водоемов более важно ориентироваться на концентрационные показатели. Для оценки биологической и промысловой продуктивности водоемов надо знать первичную продукцию под единицей поверхности.

Годовую первичную продукцию  $\Sigma \Sigma A$  можно рассматривать как функцию максимальных за вегетационный сезон значений  $\Sigma A$  и длительности вегетационного сезона. Так как длительность вегетационного сезона вместе с сопутствующими факторами внешней среды зависит от географической широты, наибольшие величины годовой продукции фитопланктона могут быть найдены только в тропических регионах — 12—14 в озерах и 30—37 тыс. ккал/ $\text{м}^2$  в удобряемых рыбоводных прудах (Sreenivasan, 1972). Минимальные величины обнаруживаются только в условиях Высокой Арктики (до 1 ккал/ $\text{м}^2$ , — данные автора для озера, расположенного на о-ве Хейса архипелага Земля Франца-Иосифа). Как видим, размах величин  $\Sigma \Sigma A$  может достигать четырех порядков.

Все озера можно подразделить по величинам годовой первичной продукции примерно таким образом: олиготрофные менее 300 ккал/ $\text{м}^2$ , мезотрофные 300—1000, эвтрофные 1000—3500, гиперэвтрофные более 3500 ккал/ $\text{м}^2$ . Согласно этой шкале, значения  $\Sigma \Sigma A$  в пределах мезотрофного и эвтрофного классов озер различаются приблизительно в 3.5 раза. В олиготрофных водах они могут быть неограниченно меньше 300, в гиперэвтрофных — намного выше 3500 ккал/ $\text{м}^2$ . Естественным образом возникает необходимость в более детальном делении двух крайних классов вод. Среди гиперэвтрофных водоемов следовало бы выделить две группы: с первичной продукцией 3500—10 000 и 10 000—30 000 ккал/( $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ ). Спектр олиготрофных озер намного шире,

так как теоретически возможно существование озер, не содержащих фитопланктон. Ориентируясь на литературные и собственные материалы для малопродуктивных водоемов, автор считает возможным выделить кроме самой распространенной группы олиготрофных озер с первичной продукцией от 100 до 300 ккал/м<sup>2</sup> год еще три группы: олиготрофные озера тундр и Субарктики (30—100 ккал/(м<sup>2</sup> · год)), озера Арктики (10—30 ккал/(м<sup>2</sup> · год)) и озера высокой Арктики с первичной продукцией менее 10 ккал/(м<sup>2</sup> · год).

Таким образом, по годовым величинам первичной продукции легко различить около восьми категорий вод, среди которых только олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные получили достаточно четкую формулировку. Для остальных категорий пока нет даже номенклатуры. Еще до конца не разработанная номенклатурная шкала не отражает по этой причине все разнообразие трофических состояний лимнических экосистем. Эту проблему можно было бы решить введением дополнительных названий как для основных, так и для переходных типов вод. Однако в результате таких мер система грааций стала бы громоздкой. Не случайно Карлсон (Carlson, 1977) специально обратился к нумерической шкале вместо номенклатурной. По его мнению, только она способна отражать непрерывный ряд трофических состояний вод.

Несмотря на определенные достоинства нумерической шкалы трофности, с ее помощью можно классифицировать озера только по концентрационным показателям первичной продукции. Попытка перейти от концентрационных к интегральным показателям неизбежно приведет к несовпадению этих критериев. Нумерическая система в принципе не способна учесть все региональные особенности первичного продуцирования органических веществ. Правильнее сказать, что для каждого региона или суммы близких регионов нужна своя нумерическая шкала с характерными для разных условий переходами от концентрационных к интегральным и годовым величинам первичной продукции.

Традиция номенклатурной граации водоемов слишком сильна, чтобы решительно отказаться от нее. Не отличаясь строгостью нумерической шкалы, она благодаря именно обобщенности понятий о трофических типах оказывается более лабильной для оценки положения каждого конкретного водоема в ряду разнокачественных природных объектов.

При выяснении трофического статуса озер основное внимание уделяется первичной продукции планктона. Однако значительный вклад в суммарную первичную продукцию могут вносить макрофиты. Прирост их фитомассы за вегетационный сезон в мелководных озерах часто сравним с годовой продукцией фитопланктона, а в отдельных случаях даже превышает ее. Для выяснения относительной роли макрофитов и фитопланктона в создании первичной продукции водоемов нужны работы по изучению интенсивности развития этих групп растений в зависимости от морфометрических и гидрооптических свойств водоемов. Слабо



исследован вопрос об эффективности трансформации фитомассы макрофитов и утилизации ее в пищевой цепи лимнических экосистем. Последний момент существенно мешает привлечению данных по продукции макрофитов для оценки трофического статуса озер.

## ЛИТЕРАТУРА

**Бульон В. В.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 98. 149 с.

**Бульон В. В.** Фотосинтетическая активность хлорофилла *a* в пресноводном планктоне // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274, № 4. С. 1002—1004.

**Бульон В. В.** Первичная продукция планктона и типология озер Монголии // Вод. ресурсы. 1985. Т. 1. С. 170—175.

**Винберг Г. Г.** Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

**Захаренков И. С.** Содержание хлорофилла в планктоне как биологический показатель при классификации озер // Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962. С. 193—195.

**Китаев С. П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

**Carlson R. E.** A trophic state index for lakes // Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2. P. 361—369.

**Likens G. E.** Primary production inland aquatic ecosystems. — In: Primary productivity of the biosphere. Berlin etc. 1975. P. 185—202.

**Smith V. H.** Nutrient dependence of primary productivity in lakes // Limnol. and Oceanogr. 1979. Vol. 24, N 6. P. 1051—1064.

**Sreenivasan A.** Energy transformations through primary productivity and fish production in some tropical freshwater impoundments and ponds // Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972. P. 505—514.

## ПРОДУКЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ БИОМОНИТОРИНГА ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

**В. А. Абакумов**

Лаборатория мониторинга природной среды и климата, Москва

Биомониторинг водной среды в Советском Союзе представляет собой одну из наиболее развитых в настоящее время подсистем экологического мониторинга, осуществляемого Государственным комитетом СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды в соответствии с постановлением ЦК КПСС и Совета Министров СССР «Об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов» (Израэль и др., 1981). Видная роль в становлении этой подсистемы принадлежит Г. Г. Винбергу, возглавившему в 1974 г. Межведомственную гидробиологическую комиссию и внесшему заметный вклад в разработку научно-методических основ гидробиологического контроля качества вод (Вин-

берг и др., 1965, 1977; Винберг, 1979, 1981) Особенно большое значение имеет успешно разрабатываемая Г. Г. Винбергом и его учениками теория водных экосистем, представляющая собой основу для решения конкретных проблем гидробиологического контроля качества вод. Одно из фундаментальных направлений этой теории — продукционно-энергетическое — необходимо для разработки конкретных гидробиологических методов оценки состояния пресноводных экосистем. Основные положения этого направления служат надежной базой при анализе изменений состояния пресноводных экосистем под воздействием антропогенных факторов.

К настоящему времени разработано много методов оценки состояния пресноводных экосистем по гидробиологическим показателям. Достаточно широкое практическое применение получили биотический индекс реки Трент, известный в нашей стране как метод Вудивисса (Woodiwiss, 1964, 1977), расширенный биотический индекс реки Трент (Woodiwiss, 1981), биотические очки Чендлера (Chandler, 1970), индекс Baetidae Чаттера (Chutter, 1972), индекс загрязнения по Беку (Beck, 1955), индекс сапробности по Пантле и Буку (Pantle, Buck, 1955) и его модификация Сладечека (Sládecek, 1973), средневзвешенные сапробные валентности Зеленки и Марвана (Zelinka, Marvan, 1966), индекс разнообразия Вильямса (Fisher et al., 1943), показатель разнообразия Менхиника (Menhinick, 1964), индекс разнообразия Маргалефа (Margalef, 1951), индекс разнообразия по Симпсону (Simpson, 1949), показатель разнообразия Вильма—Дорриса (Wilhm, Dorris, 1965), информационный индекс Шеннона—Уивера (Shannon, Weaver, 1963), индекс Макинтоша (McIntosh, 1967), индекс последовательного сравнения (Cairns et al., 1968), показатель видового дефицита Котхе (Kotze, 1962), модифицированный индекс видового дефицита Хеллауэла (1977), показатель относительной чистоты по Кнеппу (Knörr, 1954) и др.

Даже такой далеко не полный перечень используемых методов отражает большое разнообразие подходов к оценке состояния пресноводных экосистем. Однако всем им присущ один общий недостаток — они не учитывают продукционно-энергетические характеристики, отражающие процессы утилизации энергии и веществ в водных экосистемах, — целенаправленные, иерархически организованные, высокоинтегрированные, протекающие на организменном и биоценотическом уровнях. Непрерывный обмен веществом и энергией между биоценозом и средой составляет фундаментальную основу его существования — метаболизм биоценоза, в процессе которого ему «удается освободить себя от всей той энтропии, которую он вынужден производить» (Шредингер, 1947, с. 106).

Современные достижения продукционно-энергетического направления в экологии подтверждают замечательную мысль одного из основоположников физической кинетики и статистической физики Людвиг Больцмана, высказанную им ровно сто лет

назад, в 1886 г.: «Всеобщая борьба за существование, охватывающая весь органический мир, не есть борьба за вещество: химические элементы органического вещества находятся в избытке в воздухе, воде и земле; то также не борьба за энергию, — она, к сожалению, в непревратимой форме теплоты щедро рассеяна во всех телах; это борьба за энтропию, становящуюся доступной при переходе энергии от пылающего солнца к холодной земле» (цит. по: Тимирязев, 1937, с. 442). Без анализа продукционно-энергетических характеристик, по-видимому, принципиально невозможно определять качественно различные состояния экосистемы. Поэтому не случайно, что ни один из вышеперечисленных методов оценки качества вод по гидробиологическим показателям не позволяет контролировать переход экологической системы под воздействием антропогенных факторов из одного качественного состояния в другое.

Не позволяют вскрывать глубокие качественные перестройки экосистем и методы, подобные методу Чендлера (Chandler, 1970) или методу Рабочей группы по биологическому мониторингу Департамента окружающей среды Великобритании (Хокс и др., 1981). В них существенно гипертрофированы элементы конвенционализма, что вообще характерно для ортодоксального операционализма (Абакумов, 1981; Абакумов и др., 1985). Действительно, на основании каких научных аргументов в системе Чендлера каждый род *Hydracarina* оценивается в 632 очка, а каждый вид ручейников (*Trichoptera*) — в 75 очков; *Tubifex* (*Oligochaeta*) оценивается в 22 очка, а *Asellus aquaticus* (*Crustacea*) — в 25 очков (разница в 3 очка), тогда как каждый вид *Ephemeroptera* оценивается в 79 очков (разница с *Asellus aquaticus* в 54 очка)? Такой же конвенционный характер носят границы между классами в методе Вудивисса, что особенно существенно проявляется при сопоставлении базового и расширенного биотических индексов реки Трент. И хоть этот метод обладает рядом достоинств (простая линейная шкала значений индекса, доступная для понимания неспециалистов форма представления информации и т. п.), позволяющих достаточно широко применять его в системе биомониторинга, возможности его весьма ограничены (Абакумов, Бубнова, 1979; Абакумов, 1983б). Ко всему прочему произвольный выбор количества классов, границ между ними порождает постоянные дискуссии между сторонниками различных конвенциональных систем оценки состояния экосистем. Информация, полученная в терминах одной такой системы, как правило, не может быть перекодирована в термины другой, что делает несопоставимыми результаты оценок состояния экосистем. В связи с этим возникают определенные трудности в интерпретации утверждений, получаемых в терминах этих систем.

Очевидно, что только совместное применение методов и представлений популяционного и продукционно-энергетического направлений в экологии позволит получать адекватную оценку состояния экосистем. Поэтому в системе биомониторинга пресно-

водных экосистем продукционно-энергетическим характеристикам придается важнейшее значение (Руководство. ., 1983). В частности, широко используется соотношение продукционно-деструкционных процессов, значение которого в качестве показателя состояния экосистемы хорошо известно (Винберг, 1960; Uhlman, Hrbacek, 1976).

Для определения первичной продукции фитопланктона в гидробиологических исследованиях используются хлорофильный метод, скляночный метод в радиоуглеродной и кислородной модификациях, разработанных Г. Г. Винбергом (1934) еще в начале 30-х гг. Применение хлорофильного метода позволяет проводить измерения и дистанционными средствами.

Для оценки состояния экосистемы водоема показателем характер вертикального распределения хлорофилла. Анализ кривых его вертикального распределения в сопоставлении с данными стандартных гидробиологических измерений, включая первичную продукцию, дает основание полагать, что характер кривой распределения хлорофилла по вертикали водоема выявляет не только зоны пространственного распределения фитопланктона, но и дает представление о соотношении продукционных и деструкционных процессов (Абакумов, Сиренко, 1985).

Данные по содержанию хлорофилла широко привлекаются для оценки степени эвтрофикации и интенсивности самоочищения вод. Определение относительного содержания хлорофилла *a* в сестоне служит хорошим и достаточно быстрым способом оценки степени развития фитопланктона в загрязняемых водах<sup>1</sup> (Методы. ., 1976). Для оценки фотосинтетической активности фитопланктона часто привлекается соотношение хлорофиллов *a* и *c*. При изучении влияния различных загрязнителей на фитопланктонное сообщество используется также «пигментный индекс». Величина «пигментного индекса» уменьшается параллельно уменьшению видового разнообразия сообщества в результате воздействия антропогенных факторов (Margalef, 1960). В практике биомониторинга хорошим показателем фотосинтетической активности фитопланктона служит ассимиляционное число. При интерпретации данных по первичной продукции следует принимать во внимание сохранение и нарушение баланса между первичной продукцией и потреблением ее фильтраторами зоопланктона (Гутельмахер, Никулина, 1974).

В систему биомониторинга пресноводных экосистем входит определение продукции зоопланктонного сообщества или по приросту массы особей, или на основании сведений по скорости потребления ими кислорода. Масса особей отдельных размерно-возрастных групп может быть рассчитана по соотношению между длиной их тела и массой. Для этих целей, в частности для планктонных ракообразных, могут быть использованы результаты

При этом учитывается, что в ряде озер основную часть сестона составляет детрит (Винберг и др., 1971; Гутельмахер, 1977).

исследования Е. В. Балушкиной и Г. Г. Винберга (1979). При расчетах продукции по скорости потребления кислорода могут быть использованы уравнения, предложенные Л. М. Сущеней (1972), и величины  $K_2$ -коэффициентов. В системе биомониторинга пресноводных экосистем при определении продуктивности зообентосных сообществ и оценки степени загрязнения вод по составу донных животных широко используют научно-методические разработки Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института АН СССР (Алимов 1974, 1975, 1981; Алимов, Финогенова, 1975; Аракелова, Алимов, 1981, Гидробиологические основы. 1976; Финогенова, Алимов, 1976, и др.).

Изучение продуктивности сообществ высшей водной растительности в системе биомониторинга пресноводных экосистем строится в основном на определении массы зеленой (наземной) части растительности фитоценозов в период их максимального развития (условно принимается время массового цветения растений). Максимальная фитомасса растений приравнивается к их годовой продукции. Однако, как показали исследования, годовая продукция может быть меньше или больше максимальной фитомассы. Разница между этими величинами иногда бывает значительной. Поэтому в настоящее время в системе биомониторинга пресноводных экосистем принято при вычислении продукции водной растительности по максимальной фитомассе для водоемов средних широт вводить поправку — надбавку к фитомассе, обычно в размере 10—20 % (Руководство. ., 1983).

В зависимости от решаемых задач методы определения продукции и деструкции органического вещества применяются в сочетании с другими, используемыми в системе мониторинга пресноводных экосистем. Так, например, при изучении роли каталитических процессов в самоочищении водоемов и очистке сточных вод, механизмов возникновения токсичности, связанной с изменением окислительно-восстановительного состояния водной среды и образованием токсинов цианобактериями, оказалось весьма перспективным использование продукционно-деструкционных методов в сочетании с некоторыми методами химической физики. В результате было установлено, что одним из важнейших показателей качества вод следует считать содержание в ней перекиси водорода естественного происхождения. Изменение состояния водной среды от окислительного к восстановительному сопровождается появлением сильного токсического фактора, оказывающего влияние на продукционные процессы. Он вызывает интенсивное развитие цианобактерий, появление в воде продуктов их жизнедеятельности, токсичных для теплокровных животных. Был найден один из возможных способов интенсификации процессов самоочищения вод путем регулируемого увеличения биомассы водорослей. Такая возможность обусловлена тем, что интенсивность процессов самоочищения во многом определяется скоростью образования в воде свободных радикалов. Инициирование свободных радикалов возрастает в присутствии веществ восстановительной



природы, каковыми и являются продукты жизнедеятельности водорослей (Труды. ., 1985).

Сочетание продукционно-деструкционных методов с методами химической физики позволяет также получать константы скорости трансформации веществ в природных водах в виде функциональной зависимости от параметров среды. Пока такие функциональные зависимости установлены на примере некоторых модельных загрязняющих веществ для ряда типов химических процессов самоочищения. Среди них наиболее существенными оказались фотохимические процессы, каталитические реакции окисления и гидролиза, реакции с участием свободных радикалов. Можно надеяться, что использование в физико-математических моделях таких констант скорости трансформации веществ позволит надежно прогнозировать уровень загрязнения природных вод и состояние пресноводных экосистем. Это, в частности, имеет принципиальное значение для правильного регулирования применения пестицидов и химикатов в сельском хозяйстве и установления научно обоснованных норм предельно допустимых выбросов с предприятий с учетом комплекса природных факторов (Труды. 1985).

В системе биомониторинга пресноводных экосистем накоплен огромный фактический материал по изменению их состояния под воздействием антропогенных факторов. Предстоит большая и трудная работа по его обобщению, однако отдельные результаты уже получены. Совместное применение методов и представлений продукционно-энергетического и популяционного подходов позволило установить некоторые наиболее общие закономерности изменения биоценозов под воздействием антропогенных факторов (Абакумов, 1983а, 1984, 1985; Абакумов, Тальских, 1985).

В условиях загрязнения окружающей среды может происходить как увеличение интенсивности метаболизма биоценоза — метаболический прогресс, так и уменьшение его интенсивности — метаболический регресс (Израэль и др., 1979). В основе этого явления лежит интенсификация или затухание процессов утилизации энергии и вещества, составляющих фундаментальную основу существования биоценоза. Важную предпосылку метаболического прогресса биоценозов представляет антропогенное обогащение водных экосистем биогенными элементами. Имеются факты, указывающие, что способность питаться и эффективность питания гидробионтов увеличиваются при низких концентрациях некоторых веществ, считающихся ядами (Дудоров, 1979). Это также может быть предпосылкой метаболического прогресса биоценозов, как и небольшие концентрации металлов, которые входят в активные центры ферментатических систем и потому необходимы для нормального функционирования биоценозов.

Анализ изменений, происходящих в биоценозах, позволил выделить три общих направления метаболического прогресса, связанных с тремя различными путями изменений структуры биоценозов: с усложнением структуры — экологический прогресс, с упроще-

нием структуры — экологический регресс и с перестройкой структуры, не ведущей к ее усложнению или упрощению, — экологическая модуляция (Израэль и др., 1981). Изменения структуры биоценозов, связанные с этими явлениями, можно обозначить общим термином экологические модификации.

Экологический прогресс обычно характеризуется определенной направленностью развития целого комплекса очень общих по своему экологическому значению признаков. Среди них следует отметить увеличение разнообразия биоценозов, в частности увеличение общего числа видов; увеличение устойчивости к внешним возмущениям; уменьшение энтропии; усложнение межвидовых отношений; увеличение пространственной гетерогенности; усложнение временной структуры.

Другим частным случаем метаболического прогресса является экологический регресс. Он характеризуется чертами, прямо противоположными экологическому прогрессу. В состоянии экологического регресса и метаболического прогресса находятся, например, высокопродуктивные сообщества эстуариев умеренного пояса, выделяющиеся крайне низкими показателями видового разнообразия.

Экологическая модуляция — это такая перестройка биоценоза, которая не изменяет общего уровня его организации. Она может выражаться в смене доминантных видов, в изменении видового состава биоценоза и т. п. Явление экологической модуляции — наиболее распространенное направление метаболического прогресса. Оно, как правило, не ведет к таким глубоким изменениям интенсивности метаболизма биоценозов, к каким приводят экологический прогресс и экологический регресс.

В тех случаях, когда уровень загрязнения окружающей среды приближается к пределу адаптационных возможностей биоценоза, экологический регресс ведет к метаболическому регрессу. Метаболический регресс характеризуется снижением биоактивности биоценоза, представляющей собой сумму всех процессов образования и разрушения органического вещества. Сюда включаются процессы первичного продуцирования за счет высшей водной растительности, водорослей обрастаний и фитопланктона, продукции хемосинтетиков и образования вторичной продукции бактерий и зоонаселения водоема. Важной предпосылкой метаболического регресса следует признать тяжелое загрязнение водных объектов токсическими веществами.

Уменьшение загрязнения водных объектов обычно приводит к обратному течению рассмотренных выше процессов. Например, уменьшение поступления биогенных веществ в водоем, находящийся в состоянии метаболического прогресса или экологического регресса, может привести к уменьшению интенсивности метаболизма биоценоза и к экологическому прогрессу.

На основе вышеотмеченных закономерностей установлены критерии экологического нормирования. В системе мониторинга проблема допустимого качества природной среды находит свое

решение в дифференцированном подходе к природным объектам в зависимости от их народнохозяйственного, научного и эстетического значения. С этой точки зрения выделяют три категории водных объектов:

- 1) заповедные, уникальные водные объекты;
- 2) водные объекты, испытывающие умеренную антропогенную нагрузку;

- 3) водные объекты с сильно преобразованными экосистемами.

Для каждой из этих трех категорий существуют свои предельно допустимые состояния экосистем. Для экосистем водных объектов 3-й категории не допустимы экологические модификации, ведущие одновременно к экологическому и метаболическому регрессу. Для экосистем водных объектов 2-й категории не допустимы экологические модификации, ведущие к метаболическому прогрессу путем экологического регресса. Для экосистем водных объектов 1-й категории не допустимы никакие экологические модификации (Израэль и др., 1979, 1981).

Наряду с общими для каждой категории критериями допустимого экологического состояния для отдельных групп водных объектов внутри каждой категории вводятся дополнительные частные критерии, позволяющие учитывать индивидуальные требования к этим группам водных объектов. Так, например, для рек, где обитают лососевые или осетровые, дополнительным критерием будет сохранение запасов этих видов рыб.

Созданная в СССР система гидробиологического контроля качества природных вод находится в состоянии развития и еще не полностью реализовала свои потенциальные возможности. Однако уже на данном этапе становления она вносит существенный вклад в решение проблемы защиты природной среды.

## ЛИТЕРАТУРА

**Абакумов В. А.** К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям : Тр. Всесоюз. конф. М., 1—3 ноября 1978 г. Л., 1981. С. 46—74.

**Абакумов В. А.** Контроль качества вод по гидробиологическим показателям // Разработка и внедрение на комплексных новых станциях методов биологического мониторинга. Рига, 1983а. Т. 2. С. 11—32.

**Абакумов В. А. (Abakumov V. A.)** The hydrobiological control of the state of fresh-water ecosystems // М.: USSR State Community of Hydrometeorology and Control of Natural Environment, USSR Academy of Sciences. 1983b. 16 p.

**Абакумов В. А.** Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР // Актуальные проблемы охраны окружающей среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии Тр. науч. симпоз. Мюнхен, 1984. С. 491—529.

**Абакумов В. А.** Закономерности изменений водных биоценозов под воздействием антропогенных факторов // Комплексный глобальный мониторинг Мирового Океана Тр. 1-го Междунар. симпоз. Л., 1985. С. 85—98.

**Абакумов В. А., Бубнова Н. П.** Контроль качества поверхностных вод СССР по гидробиологическим показателям. М., 1979. С. 1—5.

**Абакумов В. А., Сиренко Л. А.** Закономерности изменения пресноводных фитоценозов в условиях загрязнения природной среды // Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем Тр. сов.-франц. симпоз. Л. 1985. С. 7—39.

**Абакумов В. А., Тальских В. Н.** Закономерности изменения перифитонных сообществ в условиях загрязнения природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 20—41.

**Абакумов В. А., Кренева С. В., Семин В. А.** Метод распознавания образов в гидробиологическом анализе поверхностных вод // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 41—60.

**Алимов А. Ф.** Закономерности роста пресноводных двустворчатых моллюсков // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 4. С. 576—589.

**Алимов А. Ф.** Интенсивность обмена у пресноводных двустворчатых моллюсков // Экология. 1975. № 1. С. 10—20.

**Алимов А. Ф.** Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1981. Т. 96. 248 с.

**Алимов А. Ф., Финогонова Н. П.** Биоценозы и продуктивность бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. С. 186—194. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 56).

**Аракелова Е. С., Алимов А. Ф.** Соотношение роста и обмена у пресноводных беспозвоночных животных с S-образным ростом // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 108—115.

**Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.** Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 58—79.

**Винберг Г. Г.** Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 1 // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1934. Т. 18. С. 5—24.

**Винберг Г. Г.** Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

**Винберг Г. Г., Сивко Т. Н., Левина Р. И., Крючкова Н. М.** Влияние на рост водорослей сточной жидкости токсических и органических примесей. Изучение интенсивной культуры водорослей // Докл. 3-го координац. совещ. по пробл. 9.9 науч.-тех. сотрудничества. СЭВ. Прага, 1965. С. 3—21.

**Винберг Г. Г., Бабицкий В. А., Гаврилов С. И., Гладкий Г. В., Захаренков И. С., Ковалевская Р. З., Михеева Т. М., Невядомская П. С., Остапеня А. П., Петрович П. Г., Потаенко Ю. С., Якушко О. Ф.** Биологическая продуктивность озер разного типа // Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971. С. 5—33.

**Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Балушкина Е. В., Никулина В. Н., Финогонова Н. П., Цалолихин С. Я.** Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Тр. 1-го сов.-англ. симпоз. Л., 1977. С. 124—131.

**Винберг Г. Г.** Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод в СССР // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов: Материалы 2-го сов.-амер. симпоз. Л., 1979. С. 285—292.

**Винберг Г. Г.** Успехи лимнологии и гидробиологические методы контроля качества внутренних вод. Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Тр. Всесоюз. конф. М., 1—3 ноября 1978 г. Л., 1981. С. 16—45.

**Гидробиологические основы самоочищения вод.** Л., 1976. 123 с.

**Гутельмахер Б. Л.** Количественная оценка роли зоопланктона в круговороте фосфора в водоеме // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 6. С. 914—921.

**Гутельмахер Б. Л., Никулина В. Н.** О механизме сохранения и нарушения баланса между первичной продукцией и потреблением ее фильтрами зоопланктона. Антропогенное эвтрофирование водоемов // 1-й Всесоюз. симпоз. по антропогенному эвтрофированию водоемов (16—20 сент. 1974 г.): Тез. докл. Черноголовка, 1974. С. 82—85.

**Дудоров П.** Биоэнергетические и другие соображения, важные в изучении влияния качества вод на рост рыбы // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов: Материалы 2-го сов.-амер. симпоз. Л., 1979. С. 57—71.

**Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А.** Гидробиологическая служба контроля поверхностных вод СССР. Обнинск, 1979. С. 1—9.

**Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А., Цыбань А. В.** Гидробиологическая служба наблюдений и контроля водной среды // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям Тр. Всесоюз. науч. конф. М., 1—3 ноября 1978 г. Л., 1981а. С. 7—15.

**Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А.** Гидробиологическая служба наблюдений и контроля поверхностных вод в СССР // Тр. 2-го сов.-англ. симпоз. Л., 1981б. С. 7—15.

**Методы** биологического анализа пресных вод. Л., 1976. 168 с.

**Руководство** по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л., 1983. 240 с.

**Сущенко Л. М.** Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.

**Тимирязев К. А.** Сочинения. М., 1937. Т. 1. 499 с.

**Труды** Международного симпозиума по гомогенному катализу. М., 1985. 358 с.

**Финогенова Н. П., Алимов А. Ф.** Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 95—106.

**Хеллауэл Дж. М.** Сравнительный обзор методов анализа данных в биологическом надзоре // Тр. 1-го сов.-англ. симпоз. Л., 1977. С. 108—123.

**Хокс Х. А., Дженкинс Р. А., Лиминг Дж. Б., Лоусон Д. Дж.** Совместные советско-английские биологические исследования на р. Днепре в мае 1978 г. // Тр. 2-го сов.-англ. симпоз. Л., 1981. С. 109—229.

**Шредингер Э.** Что такое жизнь с точки зрения физики? М., 1947. 128 с.

**Beck W. M.** Suggested method for reporting biotic data // Sewage Indust. Wastes. 1955. Vol. 27, N 10. P. 1193—1197

**Cairns J., Albaugh D. W., Bussey F., Chancy M. D.** The sequential comparison index — a simplified method for non-biologists to estimate relative differences in biological diversity instream pollution studies // J. Water Pollut. Contr. Fed. 1968. Vol. 40, N 12. P. 1607—1613.

**Chandler J. R.** A biological approach to water quality management // Water Pollut. Contr. London. 1970. Vol. 69, N 3. P. 415—422.

**Chutter F. M.** An empirical biotic index of quality of water in South African streams and rivers // Water Res. 1972. Vol. 6, N 1. P. 19—30.

**Fisher R. A., Corbett A. S., Williams C. B.** The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // J. Anim. Ecol. 1943. Vol. 12, N 1. P. 42—58.

**Knöpp H.** Ein neuer Weg zur Darstellung biologischer Vorfluteruntersuchungen, erläutert an einem Gütelängsschnitt des Mains // Wasserwirtschaft. 1954. Bd 45, N 1. P. 9—15.

**Kothe P.** Der «Artenfehlbertrag», ein einfaches Gutekriterium und seine Anwendung bei biologischen Vorflutersuntersuchungen // Dt. gewässerk. Mitt. 1962. Bd 6, N 1. P. 60—65.

**Margalef R.** Diversidad de especies en las comunidades naturales // Publ. Inst. biol. apl. Barcelona. 1951. Vol. 6, N 1. P. 59—72.

**Margalef R.** Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomiques et propriétés dynamiques des populations // Rapp. Proc. Verb. rên. 1960. Vol. 15, N 2. P. 277—281.

**McIntosh R. P.** An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967. Vol. 48, N 3. P. 392—404.

**Menhinick E. F.** A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects // Ecology. 1964. Vol. 45, N 6. P. 859—861.

**Pantle R., Buck H.** Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd 96. S. 604—618.

**Shannon C. E., Weaver W.** The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. 117 p.

**Simpson E. H.** Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163, N 3. P. 688—690.

**Sládeček V.** System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd 7 H. 7 S. 808—816.

**Uhlman D., Hrbáček Y.** Kriterien der Eutrophie stehender Gewässer // Limnologica. 1976. Vol. 10, N 2. P. 245—253.

**Wilhm J. L., Dorris T. C.** Species diversity of benthic macroinvertebrates in a stream receiving domestic and oil refinery effluents // WHO (EBL). 1965. Vol. 47, N 65. P. 1—46.



**Woodiwiss F. S.** The biological system of stream classification used by the Trent River Board // Chem. J. Industry 1964. Vol. 11, N 3. P 443—447

(**Woodiwiss F. S.**) **Вудивисс Ф. С.** Биотический индекс р. Трент. Макробеспозвоночные и биологическое обследование // Тр. 1-го сов.-англ. симпоз. Л. 1977 С. 132—161.

(**Woodiwiss F. S.**) **Вудивисс Ф. С.** Совместные англо-советские биологические исследования в Ноттингеме в 1977 г // Тр. 2-го сов.-англ. симпоз. Л., 1981. С. 117—189.

**Zelinka M., Marvan P.** Bemerkung zu neuen Methoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung // Verh. Int. Ver theor und angew. Limnol. 1966. Vol. 16. P 817—822.

## ПОНИМАНИЕ КОМПЛЕКСНОСТИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

*Б. Л. Гутельмахер*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Современная гидробиология призвана решать задачи большого общетеоретического и народнохозяйственного значения, связанные с рациональным использованием биологических ресурсов, формированием чистой воды, охраной вод от загрязнений. Решение этих задач требует усилий целых коллективов исследователей, которые должны быть хорошо подготовлены теоретически и методологически. Методология гидробиологических исследований в значительной степени связана с проблемой комплексного изучения водоемов. Разное понимание этой проблемы, основанное на неодинаковых теоретических предпосылках, в отдельные периоды развития науки формировало определенные научные школы и направления гидробиологических исследований. В данной работе не ставится цель дать хотя бы краткий обзор всей проблемы, а сделана попытка рассмотреть этапы комплексного изучения водоемов и современное состояние этого вопроса главным образом на материалах, полученных при изучении озерного планктона. Однако основные приемы, рассмотренные в статье, вполне применимы и к другим сообществам пресноводных и морских водоемов.

В самом начале формирования гидробиологии уже существовали представления о целостности, единстве и взаимосвязи всех процессов в водоеме. Они были высказаны уже в работах Фореля (Forel, 1892, 1895, 1904), который вслед за Форбсом (Forbes, 1887) рассматривал озеро как микрокосм. Почти одновременно с работами Фореля в 1891 г. вышло в свет двухтомное руководство под редакцией Захариаса (Zacharias, 1891) «Животный и растительный мир пресных вод», которое, как считает Г. Г. Винберг (1984), во многом определило идеологию и стратегию зародившейся в то время гидробиологии пресных вод с четко выраженной преемственностью традиций зоологических и ботанических работ и направлен-

ной на более подробное исследование флоры и фауны. По-видимому, попытки всестороннего изучения водоема и привели к стремлению как можно детальнее и полнее изучить его население, гидрологию и гидрохимию, т. е. проводить комплексные исследования, под которыми понималось «единовременное участие гидрологов, гидрохимиков, гидробиологов разных специальностей (микробиологов, ботаников, зоологов) при руководящей роли гидробиолога с достаточным научным кругозором, что обеспечит всесторонность и высококачественность работы» (Жадин, 1940, с. 959).

Еще в самом начале ориентировки исследователей на такое комплексное направление работ Г. Г. Винберг (1936) писал, что материал по планктону, бентосу, химизму воды, морфометрическим элементам и пр. собирается отдельно по установившемуся шаблону. Впоследствии из сопоставления полученных таким путем (иногда весьма обширных) материалов делаются попытки найти связи между отдельными рядами явлений и с помощью не всегда доказательных рассуждений констатируются различные примеры зависимости биологических явлений от физико-химических особенностей среды или, наоборот, предлагаются новые обозначения типов водоемов или новые варианты предложенных классификаций и т. д. В результате подобного «комплексного» изучения водоема не может получиться ничего, кроме описания внешних его черт.

В настоящее время первый этап комплексного изучения водоемов, о котором говорилось выше, завершен. Хотя некоторые отраслевые и периферийные лаборатории, долгое время проводившие отбор проб, определение видового состава гидробионтов и их подсчет, даже и сейчас по инерции продолжают исследования по тому же шаблону, что и в 30-е гг.

В результате обследования огромного числа водоемов получен большой фактический материал о видовом составе, численности, биомассе гидробионтов и проведены систематические наблюдения за сезонными изменениями температуры, растворенного в воде кислорода и других абиотических факторов, выделены виды, характерные для разных условий и водоемов. Теперь для многих озер СССР известны виды планктона и бентоса, их численность и биомасса. К сожалению, эти многочисленные данные покоятся в отчетах институтов, в специальных сборниках и отдельных статьях. Попытки их систематизации с помощью ЭВМ и создания банка гидробиологических данных только сейчас начинают предприниматься. Небольшая часть этого необозримого материала обобщена в справочной литературе, например в справочнике «Озера Карелии» (1959), и в немногочисленных работах общегидробиологического содержания. Так, в большой статье М. Л. Пидгайко (1978) среди массовых видов зоопланктона выделено 50 ассоциаций, характерных для водоемов разных климатических зон и морфометрии; приведены пределы биомасс выделенных групп животных. Позднее (Пидгайко, 1984) она разделила европейскую часть СССР на лимнологические регионы и выяснила

сопряженность ведущих видов зоопланктона с географическими и экологическими факторами. С. П. Китаев (1984) в 4000 озерах проследил зависимости величин биомасс фито- и зоопланктона, бентоса и рыб от биотических и абиотических факторов. Для каждой пары признаков даны корреляционные и другие таблицы, в которых для ранжированных величин одного показателя приведены арифметические средние другого. Поиск связи числа видов планктонных ракообразных и их летних биомасс в озерах разного типа зоны умеренного климата с отдельно взятым абиотическим фактором, проведенный М. Б. Ивановой (1987), по мнению автора, скорее приводит к негативным, чем к позитивным результатам. Нахождение подобных зависимостей и аппроксимирующих их уравнений только в редких случаях при сопоставлении однотипных озер одного лимнологического региона оказалось успешным. Использование стандартных методов расчета множественной регрессии также не спасает положения.

Следовательно, в результате первого этапа комплексных исследований получены разносторонние описания внешних черт водоемов, даны количественные характеристики их основных компонентов.

Второй этап комплексного изучения водоемов связан с предложенным Л. Л. Россолимо (1934) балансовым подходом и его реализацией на энергетической основе Г. Г. Винбергом (1934). Преимущество организации гидробиологических работ по схеме энергетического баланса состоит в том, что каждый участник, владеющий специальными знаниями и методами, применяет их для детального изучения своего объекта и получает количественное выражение не только статических величин биомасс, но и динамических характеристик таких главных функций живого, как скоростей питания, роста или продукции, трат на энергетический обмен. При этом независимо от того, относятся эти величины к бактериопланктону или, допустим, к зообентосу, и от того, какими методами они получены, они оказываются выраженными единообразно. Впервые специалисты разного профиля обрели общий язык, стало возможным не только одновременно выполнять на одном водоеме специальные исследования, но и сопоставлять свои данные на строго количественной основе и включать их в количественные характеристики экосистемы в целом. Таким образом, комплексные гидробиологические исследования, коллективно выполняемые с участием специалистов разного профиля, приобрели определенную, общую для всех их участников четко сформулированную цель (Винберг, 1983).

Энергетический принцип изучения водных экологических систем достиг своего апогея в период подведения итогов Международной биологической программы. Были составлены количественные схемы потока энергии от первичных продуцентов до рыб, получены важные данные, характеризующие скорость образования органических веществ, их трансформацию по трофическим цепям водоемов разной биологической продуктивности. Теперь известно, с какой эффективностью солнечная энергия преобразуется в вод-

ных экосистемах в энергию, заключенную, например, в теле рыб. Их вылов может быть оценен следующими величинами: мировой океан 0.01—0.03, озера, водохранилища и внутренние моря 0.1—0.3 и пруды 0.5—2.0 % от первичной продукции (Бульон, Винберг, 1981). Кроме того, продукционные исследования большого числа водоемов позволили получить важные закономерности между прозрачностью воды и содержанием в ней хлорофилла (Бульон, 1977), характерные величины ассимиляционных чисел (Ковалевская, 1979), что позволяет рассчитать первичную продукцию и даже затем возможный вылов рыб. Следовательно, в результате второго этапа комплексного изучения водоемов были исследованы связи между отдельными трофическими уровнями экосистем и получено количественное их выражение.

Основная цель в начале изучения потока энергии по трофическим уровням заключалась в том, чтобы проследить ее преобразование от первичной продукции до рыб. Это не всегда удавалось и иногда приходилось ограничиваться начальными звеньями пищевой цепи. Кроме того, сведений по продукции фитопланктона, зоопланктона или бентоса было также мало. Теперь же этих данных накоплено много, значительная часть их обобщена. Новые исследования вряд ли смогут изменить уже имеющиеся закономерности. Часто приходится встречаться с тем, что исследователь, методологически оставаясь на первом этапе комплексного понимания изучения водоемов, к данным по видовому составу, численности и биомассе фито- или зоопланктона или бентоса обычного озера добавляет сведения об их продукции и считает, что его работа стала современной и актуальной. На самом же деле результаты такого исследования уже особого интереса не представляют. М. Б. Иванова (1983) подчеркивает, что изучение продукции массовых видов рачков не может быть самоцелью и очень важно ясно представлять место зоопланктона в экосистеме водоема. Это положение безусловно справедливо и для других гидробионтов и их сообществ.

Выяснение места организма в экосистеме, или его функциональной роли, дает возможность понять его взаимодействия внутри системы. Как указывает Г. Г. Винберг (1967), чем детальнее рисуется картина превращений энергии и вещества в определенной экологической системе, тем настоятельнее возникает потребность понять механизм, благодаря которому сложились ее характерные свойства. Выяснение механизмов явлений составляет суть третьего этапа комплексного изучения водоемов, находящегося в начальной стадии своего развития. Приведем один пример, подтверждающий правильность высказанного положения. Продукция планктонных фильтраторов составляет около 10 % от продукции фитопланктона (Иванова, 1983), однако это отношение может колебаться в достаточно широких пределах — от 2 до 25 %. Иначе говоря, при одинаковой продукции фитопланктона продукция планктонных фильтраторов может различаться в 10 раз. Для объяснения этого факта необходимо знать, чем питается зоопланк-

тон, какие виды водорослей создают основную часть продукции, почему иногда потребляется ее бóльшая или меньшая часть и т. д. Следовательно, представления о комплексном изучении водоемов должны быть на уровне, способном вскрыть механизмы явлений. Эти механизмы реализуются через взаимоотношения между организмами.

Выяснение взаимоотношений между организмами требует разработки многих специальных разнообразных и часто оригинальных методов, которые обычно применяются одновременно. В отличие от предыдущих этапов на данном этапе комплексного изучения водоемов нельзя рекомендовать конкретные методы. Они зависят от цели исследования, опыта конкретного исполнителя и имеющегося в его распоряжении оборудования.

Для оценки влияния животных на химизм воды чаще всего используются гидрохимические методы. Наибольший интерес представляет режим биогенных элементов. Потребность в них водорослей выясняется с помощью добавок азота и фосфора. Влияние мирного зоопланктона на фитопланктон или хищников на своих жертв можно установить путем внесения или, наоборот, удаления их из экспериментального объема, которым может быть склянка (когда изучается взаимодействие дафнии или циклопа с их пищевыми объектами) или озеро (в случае с рыбой). При выяснении влияния рачков-фильтраторов на фитопланктон необходимо знать продукцию отдельных видов водорослей, так как они потребляют клетки в соответствии с размерной избирательностью. Для этого применяют автордиографию. Об обеспеченности пищей рачков судят по их плодовитости, а также длительности постэмбрионального развития. Перечень методов можно было бы и продолжить, но и упомянутых достаточно для того, чтобы понять, что выяснение механизмов явлений — наиболее сложная задача.

Пока выяснены только некоторые механизмы биотических взаимоотношений между организмами. Так, в оз. Глубоком объяснено формирование структуры планктонного сообщества. Благодаря детальному изучению сезонной динамики зоопланктона, потребляемой им фракции фитопланктона, плодовитости и скорости постэмбрионального развития удалось показать, что в середине лета, когда ограничено количество доступной пищи, в эпилимнионе доминирует *Diaphanosoma brachyurum*, имеющая конкурентное преимущество над *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata*, сохраняющими низкую численность, и над *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia hyalina*, мигрирующими в металимнион (Романовский, 1984). Здесь необходимо отметить, что отбор проб в этой работе не проводился по «стандартным» горизонтам 0, 5, 10, 25 и т. д. метров, а в соответствии с температурным расслоением воды. Иными словами, комплексный подход заключался уже в отборе проб.

Изучение роли рачков-фильтраторов в водоемах, не подверженных антропогенному эвтрофированию, показало, что они контролируют продукцию мелкоклеточной части фитопланктона, потребляя



от 40 до 90 % от его продукции. Одновременно эти животные планктона обеспечивают такой же прирост водорослей за счет регенерации биогенных элементов (Гутельмахер, 1986).

Еще более наглядным примером комплексного исследования может служить работа Ламперта (Lampert, 1978). На Боденском озере, как и на других озерах умеренной зоны, ежегодно наблюдается весеннее цветение воды, прекращающееся в начале лета. Он объяснил это явление, изучая трофические связи между минеральным фосфором, водорослями, дафниями и циклопами. В середине весны (до установления стратификации содержание фосфатного фосфора в воде было около 50 мкг/л) начинает развиваться фитопланктон, состоящий из мелких клеток *Stephanodiscus hantzschii*, *Cryptomonas* и жгутиковых. Количество хлорофилла в воде возрастает до 35 мкг/л, а прозрачность и минеральный фосфор снижаются соответственно до 1 м и 2—3 мкг/л. В зоопланктоне доминируют взрослые особи *Cyclops vicinus* — 15 экз./л. При высокой удельной рождаемости дафний ( $0.3 \text{ сут}^{-1}$ ) их численность контролируется хищниками. Она в 10 раз ниже, чем циклопов. В мае *C. vicinus* дает новую генерацию и в планктоне появляются науплии и копеподиты. В этот период дафнии достигают пика развития — 60 экз./л. Расчет пищевых потребностей дафний и младших возрастных стадий циклопов показывает, что они равны или даже превосходят величину первичной продукции. Поэтому в начале лета содержание хлорофилла снижается до 5 мкг/л, прозрачность возрастает до 6—8 м, а минеральный фосфор — до 20—30 мкг/л. Затем после диапаузы в планктоне появляются старшие копеподиты и взрослые особи циклопов, которые в июле опять снижают численность дафний. Следовательно, биомасса мелких водорослей контролируется дафниями, дафнии — половозрелыми циклопами, которые опосредованно поддерживают развитие весеннего цветения. Регуляция цветения фитопланктона в заливе Наарагансетт тоже оказалась связана с сезонной динамикой развития хищника, гребневика *Mnemiopsis leidyi*, который влияет на численность водорослей опосредованно, через выедание зоопланктона (Deason, Smayda, 1982).

Примером использования близких методических приемов, применяемых при изучении планктона, могут служить работы, в которых показано, что на формирование видового состава перифитона камней небольшого арктического озера оказывает воздействие моллюск *Lymnaea elodes (arctica?)*, доминирующий в литорали, который выборочно потребляет водоросли. Кроме того, часть клеток определенных видов животное не усваивало, и они оставались живыми (Сикер, 1983). На биомассу обрастаний макрофитов в оз. Мемфремагог сильное влияние оказывали живущие на них олигохеты, хирономиды и моллюски (Cattaneo, 1983). В оз. Зеленецком, по данным А. Ф. Алимова и В. Н. Никулиной (1974), животные сообщества обрастаний потребляли 3—25 % продукции водорослей. Это позволило авторам сделать вывод, что в этом сообществе не наблюдается напряженных трофических связей

и численность животных не лимитируется количеством используемой пищи.

Особый интерес представляют работы, в которых показано влияние рыб на формирование не только планктонного сообщества, но и гидрохимического режима и прозрачности воды (напр., Shapiro, Wright, 1984). В маленьком озере с площадью 12.6 га, максимальной глубиной 10.5 и средней — 2.9 м в два раза снизилась прозрачность и возросло содержание хлорофилла в воде. Для его оздоровления применили биологический метод, который заключался в уничтожении ротеноном планктоноядных и бентосоядных рыб и вселении хищных. С двухнедельным интервалом в течение двух лет следили за фито-, зоопланктоном, концентрацией кислорода, общего азота и фосфора, хлорофилла, температурой и прозрачностью. В зоопланктоне стали доминировать крупные дафнии, которые выедали водоросли и повысили прозрачность воды до 5 м, что в 2.5 раза выше, чем до проведения работ. Важно отметить, что в этих работах ни разу не подчеркнуто, что они комплексные, хотя по своему содержанию наиболее полно соответствуют этому понятию.

Приведенные здесь примеры на первый взгляд могут показаться простыми и мало значащими для решения основных задач гидробиологии, но это связано с тем, что результаты взаимодействий между организмами только начинают изучаться. Они будут со временем обобщены в важные теоретические выводы, которые будут реализованы на практике. Выделение этапов комплексного изучения водоемов условно, так как они существовали параллельно, но для каждого из них была характерна своя господствующая методология, своя концепция. Первый этап характеризовался выяснением внешних черт водоемов, второй — изучением количественных связей между отдельными частями водных экологических систем, третий — вскрытием механизмов явлений, ответственных за индивидуальные свойства водоемов. Комплексное изучение водоемов не обязательно сводится к изучению всего водоема в целом и всех связей между его компонентами. Эта цель достигается только теоретически. Понимание комплексности — это четко сформулированная задача исследований, направленная на выяснение механизма явления, характеризующего определенные свойства водоема, и решаемая с помощью доступных и необходимых для этого методов.

## ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф., Никулина В. Н. Продуктивность сообществ обрастаний в оз. Зеленецком // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 2. С. 29—35.

Бульон В. В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла «а» в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236, № 2. С. 505—508.

Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 5—10.

**Винберг Г. Г.** Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 1 // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1934. Т. 18. С. 5—24.

**Винберг Г. Г.** Некоторые общие вопросы продуктивности озер // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 4. С. 587—603.

**Винберг Г. Г.** Гидробиология пресных вод // Развитие биологии в СССР. М., 1967. С. 307—322.

**Винберг Г. Г.** Биологическая продуктивность водоемов // Экология. 1983. № 3. С. 3—12.

**Винберг Г. Г.** Взаимозависимость общегидробиологических и рыбохозяйственно-гидробиологических исследований // Актуальные вопросы гидробиологии. Л., 1984. С. 3—10. (Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ; Вып. 223).

**Гутельмахер Б. Л.** Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л., 1986. 155 с.

**Жадин В. И.** Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3—4. С. 518—994.

**Иванова М. Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1983. 29 с.

**(Иванова М. Б.) Ivanova M. B.** Relation of zooplankton development to environmental conditions in the lakes of different types in the zone of temperate climate // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1987. Vol. 72.

**Китаев С. П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

**Ковалевская Р. З.** Ассимиляционные числа пресноводного планктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 218—222.

**Озера Карелии.** Справочник. Петрозаводск, 1959. 619 с.

**Пидгайко М. Л.** Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 135. С. 3—109.

**Пидгайко М. Л.** Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М., 1984. 208 с.

**(Романовский Ю. Э.) Romanovsky Y. E.** Individual growth rates as a measure of competitive advantages in Cladoceran Crustaceans // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1984. Vol. 69, N 5. P. 613—632.

**Россолимо Л. Л.** Задачи и установки лимнологии как науки // Тр. лимнол. ст. в Косине. 1934. Т. 17. С. 5—19.

**Cattaneo A.** Grazing on epiphytes // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28, N 1. P. 124—132.

**Cuker B. E.** Grazing and nutrient interactions in controlling the activity and composition of the epilithic algae community of an arctic lake // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28, N 1. P. 133—141.

**Deason E. E., Smayda T. J.** Stenophore—zooplankton—phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, during 1972—1977 // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4, N 2. P. 203—217

**Forbes S. A.** The lake as a microcosm // Bull. Sci. A. Peoria. 1887.

**Forel F. A.** Le Lemane: Monographie limnologique. Lausanne, 1892. Vol. 1. 539 p.; 1895. Vol. 2. 621 p.; 1904. Vol. 3. 715 p.

**Lampert W.** Climatic conditions and planktonic interaction as factors controlling the regular succession of spring algae bloom and extremely clear water in lake Constance // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1978. Vol. 20. P. 969—974.

**Shapiro J., Wright D. I.** Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years // Freshwater Biol. 1984. Vol. 14, N 4. P. 371—383.

**Zacharias O.** Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig, 1891. Bd 1. 380 S.; Bd 2. 370 S.

# СВЕТ КАК ФАКТОР СРЕДЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЙ РАЗВИТИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

*Ю. М. Лебедев*

Вычислительный центр ДВНЦ АН СССР, Хабаровск

Развитие водорослей, как известно, определяют содержание биогенных веществ в воде и свет. В водотоках по крайней мере малых порядков водоросли не испытывают недостатка в биогенных элементах. Это положение, впервые сформулированное Хатчинсоном (Hutchinson, 1964), в дальнейшем получило экспериментальное подтверждение (Kilkus et al., 1975; Sumner, Fisher, 1979; Naiman, Sedell, 1980; Elwood et al., 1981, и др.). Следовательно, в этом типе экосистем основным фактором, от которого зависит интенсивность жизнедеятельности водорослей, является свет. Температура как фактор среды влияет на развитие водорослей опосредованно и в строгом смысле не может рассматриваться при анализе как независимая переменная. Так, в небольшой датской речке Хавельзе в 73 % случаев фотосинтез определялся световыми условиями (Simonsen, Hargemoes, 1978). В четырех реках Орегонского горного каскада (США) коэффициент корреляции между интенсивностью света и валовой первичной продукцией оказался равным 0.64 (Naiman, Sedell, 1980). В р. Паркьюпайн-Крик (Вайоминг, США) величина этого коэффициента между чистым фотосинтезом и интенсивностью радиации составляла 0.89 (Murphy, 1984), в р. Сикамор-Крик (Аризона, США) корреляция между интенсивностью суммарной радиации, хлорофиллом, температурой, с одной стороны, и фотосинтезом — с другой, достигала 78 % (Buchs, Fisher, 1981), на венгерском участке Дуная корреляция между светом и фотосинтезом планктона составила 0.635 (Ertl, 1976). В одном из горячих источников в Национальном парке Райнер (США) корреляция между валовой первичной продукцией и интенсивностью солнечной радиации была равной 0.841 (Stockner, 1968).

В ранних работах принималось, что фотосинтез в реках зависит от света линейно. Об этом писал в одной из первых основополагающих работ в области изучения метаболизма водотоков Одум (Odum, 1957). Из материалов, приведенных в его работе, видно, что с ростом интенсивности солнечной радиации эффективность ее утилизации водорослями снижается. Несколько позже такая концепция принимается для описания опытов с искусственными водотоками (Pfeifer, Mc Differt, 1975). Весьма интересно в этом отношении развитие взглядов Келли. В первых своих работах по исследованию первичной продуктивности рек он принимал прямолинейную зависимость фотосинтеза от интенсивности света (Kelly et al., 1974; Hornberger et al., 1976). Однако в более поздних публикациях эти работы он даже не упоминает и принимает, что

фотосинтез речных сообществ перифитона подчиняется хорошо известному уравнению Стила (Kelly et al., 1983). Часто модели, отличающиеся от прямолинейной зависимости, попросту не исследуются. Заранее постулируется подобная связь, которая берется в основу статистического анализа (Simonsen, Hargreaves, 1978).

Нами были проанализированы данные по зависимости фотосинтеза автотрофных организмов от световых условий в сильно заросшей макрофитами и богатой биогенами р. Айвел (Англия), наблюдения на которой были проведены Эдвардсом и Оуэнсом (Edwards, Owens, 1962). Измерения фотосинтеза проводились методом суточного баланса кислорода в русле на нескольких станциях в мае, сентябре и октябре. Можно предполагать, что для развития макрофитов и перифитона в летнее время по всем параметрам, кроме света, условия в реке оптимальны.

В результате анализа было получено уравнение

$$y = \sin x, \quad (1)$$

где  $x = 7.45 \cdot 10^{-2} I_0^{-0.525}$ ;  $I_0$  — интенсивность суммарной солнечной радиации, достигающей поверхности воды, кал/(см<sup>2</sup> · ч);  $y$  — утилизация света, в долях от падающей радиации.

Оказалось, что уравнение (1), выведенное на основании анализа данных для одной указанной реки, достаточно хорошо описывает зависимость интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации в других реках, где сообщества автотрофных организмов состоят из перифитона или макрофитов или из обоих компонентов (табл. 1).

Оценивая данные, приведенные в табл. 1, следует принимать во внимание, что световые характеристики у разных авторов выражены в различных, иногда только условно сопоставимых единицах. Уравнение (1) выведено для интенсивности суммарной солнечной радиации в пределах от 5 до 50 кал/(см<sup>2</sup> · ч). Тем более примечательна возможность его экстраполяции на область более высоких и, главное, более низких интенсивностей света.

Нетрудно определить, что уравнение (1) имеет максимум в точке с координатами  $I_0 = 3.1 \cdot 10^{-3}$  кал/(см<sup>2</sup> · ч) и  $y = 1$  %. Ясно, что в этой точке значение  $y$  не имеет физиологического смысла. Баумерт и Ульман (Baumert, Uhlman, 1983) указывают, что максимальная известная утилизация световой энергии для природных популяций планктона отмечена в Балтийском море и равна 11 % по ФАР, или 5.5 % суммарной радиации. Однако, как следует из табл. 1, в искусственных водотоках при слабой освещенности утилизация света достигает по крайней мере 8.5 %. Ульман и Баумерт пришли к выводу, что максимально возможный фотосинтез на единицу интенсивности радиации в природных условиях составлял  $0.842 \cdot 10^{-2}$  мг О<sub>2</sub>/Дж и соответствует утилизации 12 % падающей радиации. По уравнению (1) легко рассчитать, что освещенность при такой эффективности утилизации света должна быть 0.4 кал/(см<sup>2</sup> · ч). Это хорошо совпадает с величиной, приведенной Хино (Hino, 1981), — 0.54. Ее следует признать, в первом



Т а б л и ц а 1

Эффективность утилизации солнечной радиации сообществами автотрофных организмов в некоторых водотоках малого порядка

| Водоток                                                                                    | Период         | $I_0$ , кал/см <sup>2</sup> | Валовый фото-<br>синтез в час | Y, %        |           | Источник                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------|-----------|----------------------------|
|                                                                                            |                |                             |                               | фактическое | расчетное |                            |
| Блу (Оклахома, США)                                                                        | В течение года | 15.0 *                      | 0.27                          | 1.81        | 1.78      | Duffer. Dorgis, 1966       |
|                                                                                            | Тот же         | 45.0                        | 0.50                          | 1.10        | 1.00      | Simonsen, Hargreaves, 1978 |
| Хавельзе (Дания)                                                                           | » »            | 75.0                        | 0.71                          | 0.95        | 0.76      | Тот же                     |
|                                                                                            | Май            | 47.05 *                     | 0.48                          | 1.02        | 0.98      | » »                        |
|                                                                                            | Июнь           | 45.99                       | 0.47                          | 1.02        | 0.99      | » »                        |
|                                                                                            | Июль           | 32.25                       | 0.33                          | 1.03        | 1.19      | » »                        |
|                                                                                            | В течение года | 29.68                       | 0.33                          | 1.10        | 1.24      | Minshall, 1978             |
| Дип-Крик (Айдахо, США)<br>Уайт-Клей-Крик (Пен-<br>сильвания, США)<br>Искусственный водоток | 5 августа      | 23.01                       | 0.24                          | 1.06        | 1.42      | Bott et al. 1978           |
|                                                                                            | 7 августа      | 9.68                        | 0.16                          | 1.68        | 2.24      | Тот же                     |
|                                                                                            | 322 дня        | 2.16                        | 0.11                          | 5.11        | 4.96      | McIntire, Phinney, 1965    |
|                                                                                            |                | 0.98                        | $7.8 \cdot 10^{-2}$           | 7.96        | 7.53      | Тот же                     |
|                                                                                            |                | 0.67                        | $5.6 \cdot 10^{-2}$           | 8.31        | 9.19      | Kevern, Ball, 1965         |
|                                                                                            | В течение года | 0.91 *                      | $6.28 \cdot 10^{-2}$          | 6.81        | 7.81      | McIntire et al., 1964      |
|                                                                                            | Тот же         | 3.65                        | 0.14                          | 3.84        | 3.76      | Тот же                     |
|                                                                                            |                | 7.30                        | 0.15                          | 2.05        | 2.61      | » »                        |

\* В связи с отсутствием исходных данных использованы корреляционные зависимости из цитируемых источников.

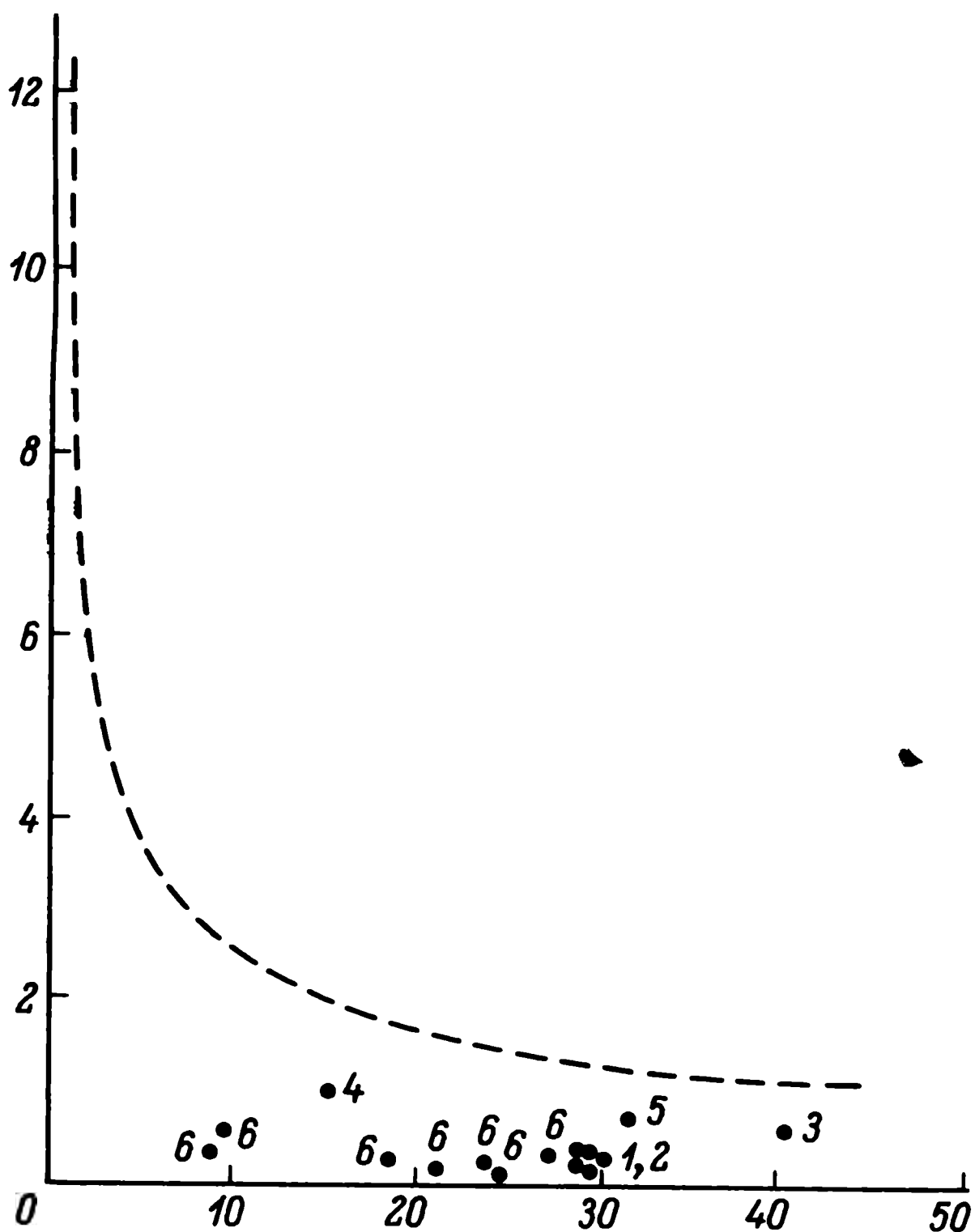
приближении, как граничную, ниже которой фотосинтез невозможен.

Разумеется, зависимость величины фотосинтеза от света в некоторых других реках не всегда соответствовала уравнению (1). Примечателен другой факт. В таких случаях эффективность утилизации световой энергии была всегда ниже, чем следовало ожидать из уравнения (1). Это свидетельствует о лимитации фотосинтеза кроме света и другими факторами. В частности, в горячих источниках фотосинтез, рассчитанный по данным Стокнера и Неймана (Stockner, 1968; Naiman, 1976), оказывался примерно в 2—4 раза ниже ожидаемого, хотя корреляция между светом и фотосинтезом была очень высокой. Подобное возможно только на фоне постоянного действия какого-либо лимитирующего фактора. Как известно, химический состав вод и температурный режим в подобных источниках по сравнению с реками весьма стабильны. Здесь на фотосинтез могли повлиять или недостаток питательных веществ, или отравление токсическими соединениями, например фтором, или неблагоприятное воздействие высоких температур, или совокупность этих факторов.

Падение эффективности утилизации света в реках связано также с периодами прохождения паводков, когда экологические условия для развития перифитона неблагоприятны (высокие скорости течения, большая мутность). Это, например, отмечалось в зимнее время в р. Форт (Массачусетс, США) (Sumner, Fisher, 1979). Кроме того, более низкие величины, чем ожидаемые в соответствии с уравнением (1), получаются в тех случаях, когда измерения первичной продукции в реках производятся с помощью методов, отличающихся от определения метаболизма водотока по суточному балансу  $O_2$ . Но это предмет специального обсуждения.

Соответственно ниже была эффективность утилизации света и в озерах и водохранилищах. Результаты, полученные на озерах и некоторых водохранилищах, приведены на рисунке. Низкая эффективность утилизации света в этих водоемах, возможно, частично объясняется тем, что в них глубины эпилимниона больше слоя эвфотной зоны. В частности, по нашим наблюдениям, в р. Амур основным компонентом автотрофного сообщества был фитопланктон и глубина слоя перемешивания примерно в 5 раз превышала трофогенный слой. При определении первичной продукции по суточному балансу кислорода оказалось, что в этой реке утилизировалось 0.32 % падающей радиации, в то время как по уравнению (1) ожидаемая величина утилизации должна быть равной 1.11 %.

Таким образом, во всех водных экосистемах, в которых утилизация света оказывается ниже ожидаемой по уравнению (1), лимитирование развития фитопланктона определяется другими факторами: скоростью круговорота биогенных элементов, малым отношением мощности эвфотной зоны к зоне нулевой вертикальной устойчивости столба воды (эпилимниону), токсическими воздей-



Эффективность утилизации света фитопланктоном в некоторых озерных экосистемах (по данным разных авторов).

1 — Нарочанские озера (Винберг и др., 1971); 2 — Мазурские озера, ПНР (Каяк, 1969); 3 — одно из малых водохранилищ Северной Миннесоты, США (Comita, 1977); 4 — оз. Лох-Левен, Великобритания (Morgan, 1972); 5 — оз. Каракуль (Хусаинова и др., 1970); 6 — Киевское водохранилище, в разные месяцы (Приймаченко, 1972). Прерывистая линия — эффективность утилизации света, рассчитанная по уравнению (1) (см. текст). На оси абсцисс — интенсивность солнечной радиации, достигающая поверхности воды, ккал/(см<sup>2</sup> · ч); на оси ординат — утилизация света в долях от падающей радиации, %.

ствиями, преобладанием потребления первичного органического вещества гетеротрофами над его синтезом и т. д. Применение уравнения (1) к таким экосистемам позволяет оценить степень их депрессивности. Поэтому в дальнейшем обозначим это уравнение как «стандартное», или «реперное».

Анализ приведенных выше материалов показывает, что сообщества прикрепленных автотрофных организмов не испытывают светового угнетения вплоть до интенсивности радиации 50 ккал/(см<sup>2</sup> · ч). В то же время известно, что для фитопланктона при измерении первичной продукции методом склянок фотоингибирование отмечается уже при 100—150 Вт/м<sup>2</sup> ФАР (Bindloss, 1976), что соответствует 17—26 ккал/(см<sup>2</sup> · ч) суммарной солнечной ра-

диации. Существует, правда, не получившее широкого распространения мнение, что возникновение подобных зависимостей связи света с интенсивностью фотосинтеза обусловлено артефактами метода склянок, например истощением в склянках биогенных элементов в период инкубации (Kelly et al., 1974; Hornberger et al. 1976). Однако к настоящему времени накоплен достаточный экспериментальный материал, показывающий объективность подобной связи (см., например, работу Tilzer, Schwartz, 1976). Мы считаем целесообразным вернуться к этому вопросу еще раз.

Прежде всего, следует различать световые реакции водорослей, определяемые под единицей поверхности и в единице объема. В первом случае рассматривается реакция автотрофного сообщества как единого целого. При этом вертикальная структурность зависимости фотосинтеза от световых условий элиминируется. Во втором случае изменяются световые реакции некоторого ансамбля клеток, характеризующие ответ некоей усредненной отдельной клетки. Именно для этого случая и получено подавляющее число световых зависимостей фотосинтеза. Нами были проанализированы данные Финденегга (Findenegg, 1971) по фотосинтезу пресноводных планктонных водорослей в 18 озерах, расположенных в Австрийских Альпах, при преобладании в планктоне какого-либо одного вида (65—89 % по биомассе). Пробы воды экспонировались на глубинах 0, 1, 3, 5, 8, 12, 15 м обычно с 10 до 13 ч. Параллельно измерялись подводная освещенность на этих же глубинах и интенсивность падающей радиации. Из результатов Финденегга нами были опущены лишь те случаи, когда проникающей в воду радиации было недостаточно для обеспечения оптимального фотосинтеза, т. е. когда не наблюдалось угнетения фотосинтеза в верхних слоях воды. В результате выполненного анализа было получено уравнение

$$I_b/I_0 = ab^{A/B_1} (c - dB), \quad (2)$$

где  $I_b$  — интенсивность радиации в слое оптимального фотосинтеза, мккал/(см<sup>2</sup> · мин);  $I_0$  — интенсивность падающей на поверхность озера суммарной радиации, в тех же единицах;  $A/B_1$  — ассимиляционный коэффициент, мг ассимилированного С/мгС сырой биомассы за сутки;  $B$  — биомасса фитопланктона, мг сырой массы/м<sup>3</sup>,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  — константы. Размерности приняты как в оригинале. Предварительно величины приводились к 20 °С с использованием  $Q_{10} = 1.8$  (Лебедев, Широкова, 1972; Айзатуллин, Лебедев, 1977). Результаты расчетов приведены в табл. 2. В эту таблицу не вошли также те данные, когда число измерений было меньше 3, и результаты измерений фотосинтеза водорослей из рода *Dynobryon*, так как популяция состояла из двух видов. Кроме того, не были приняты во внимание данные для *Oscillatoria rubescens* в период стагнации при развитии популяции в гипolimнионе.

В случае, если уравнение (2) объективно отражает исследуемую зависимость, оно должно подтверждаться и на других водоемах. К сожалению, столь подробных данных, как были при-

Результаты расчетов по уравнению (2). Виды приведены в том же порядке, как у Финденегга (Findenegg, 1971)

| Вид                                               | Число наблюдений | $I_k/I_0$ | $a$   | $b$   |
|---------------------------------------------------|------------------|-----------|-------|-------|
| <i>Cryptomonas erosa</i>                          | 8                | 0.48—0.60 | 0.472 | 1.009 |
| <i>Ceratium hirundinella</i>                      | 8                | 0.04—0.53 | 1.038 | 0.283 |
| <i>Oocystis lacustris</i>                         | 4                | 0.30—0.75 | 0.996 | 0.447 |
| <i>Cyclotella comensis</i>                        | 12               | 0.14—0.55 | 0.772 | 0.557 |
| <i>Fragilaria crotonensis</i>                     | 5                | 0.25—0.67 | 1.115 | 0.614 |
| <i>Stephanodiscus hantzschii</i>                  | 3                | 0.11—0.67 | 4.503 | 0.246 |
| <i>Anabaena planctonica</i>                       | 4                | 0.35—0.43 | 1.697 | 0.327 |
| <i>Oscillatoria rubescens</i> в период циркуляции | 12               | 0.05—0.81 | 0.714 | 0.439 |

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

| Вид                                               |       | $d$                 |      | $\chi^2$  |
|---------------------------------------------------|-------|---------------------|------|-----------|
| <i>Cryptomonas erosa</i>                          | 1.154 | $0.5 \cdot 10^{-3}$ | 0.07 | 0.144 *** |
| <i>Ceratium hirundinella</i>                      | 1.290 | $0.2 \cdot 10^{-3}$ | 0.17 | 0.780 *** |
| <i>Oocystis lacustris</i>                         | 6.210 | $4.2 \cdot 10^{-3}$ | 0.15 | 0.19 **   |
| <i>Cyclotella comensis</i>                        | 1.592 | $0.5 \cdot 10^{-3}$ | 0.14 | 0.489 *** |
| <i>Fragilaria crotonensis</i>                     | 2.463 | $2.3 \cdot 10^{-3}$ | 0.18 | 0.594 **  |
| <i>Stephanodiscus hantzschii</i>                  | 3.087 | $2.5 \cdot 10^{-3}$ | 0.18 | 1.821 *   |
| <i>Anabaena planctonica</i>                       | 1.365 | $0.2 \cdot 10^{-3}$ | 0.12 | 0.110 **  |
| <i>Oscillatoria rubescens</i> в период циркуляции | 1.570 | $0.2 \cdot 10^{-3}$ | 0.18 | 0.883 *** |

\* Нулевая гипотеза подтверждается с вероятностью 0.25. \*\* Нулевая гипотеза подтверждается с вероятностью 0.95. \*\*\* Нулевая гипотеза подтверждается с вероятностью 0.99.

ведены Финденеггом, нам из литературы не известно. Однако после соответствующих преобразований можно попытаться использовать результаты, полученные Мегардом (Megard, 1972) по фотосинтезу планктона из оз. Миннетонка (Миннесота, США)

Несколько видоизменив одно из уравнений, приведенное в этой работе, получаем

$$I_c/I_k = 0.5e^{\Sigma P (k_n n + k_w)/P_{opt}}, \tag{3}$$

где  $\Sigma P$  — суточная первичная продукция, гО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>;  $k_n$  — коэффициент светогашения, связанный с фитопланктоном, м<sup>-1</sup>;  $k_w$  — коэффициент светогашения, обусловленный другими причинами, м<sup>-1</sup>;  $n$  — концентрация хлорофилла, мг/м<sup>3</sup>;  $e$  — основание натурального логарифма.

Если уравнение (2) имеет общий смысл, то должно существовать отношение

$$ab^{A/B_1} (c - dB) \cong 0.5e^{\Sigma P (k_n n + k_w)/P_{opt}}. \tag{4}$$

В соответствии с данными Мегарда, при расчетах  $k_n$  было принято равным 0.013. Это хорошо согласуется с величинами, приведенными Г. Г. Винбергом с соавторами (1966), если пересчитать



сухую массу водорослей на хлорофилл. По экспериментальным данным, для оз. Миннетонка  $k_w$  было равно 0.7, а  $Q_{10}$  в отличие от результатов измерений других авторов — 1.4. Эти величины и были введены в расчеты.

Предварительно результаты измерений фотосинтеза были разделены на три группы. В 1-ю группу вошли наблюдения в период преобладания в планктоне видов рода *Aphanizomenon* с небольшой примесью видов родов *Oscillatoria*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, во 2-ю — с преобладанием видов из родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, в 3-ю — с преобладанием видов рода *Aphanizomenon*, но со значительной примесью диатомовых, перидиней, криптононад (табл. 3).

Оценка по всем трем группам с помощью критерия  $\chi^2$  показала, что вычисления по уравнениям (2) и (3) совпадают с вероятностью более чем 0.99. Возникающие расхождения в определенной степени можно объяснить тем, что уравнение (2) выведено для случая, когда хлорофилл распределен по вертикали равномерно. Однако такая ситуация строго проявлялась только в 1-й группе наблюдений.

Уравнение (2) не имеет такого прикладного значения, как уравнение (3). Однако оно позволяет сделать ряд существенных выводов. Прежде всего, из него следует, что при прочих равных условиях отношение  $I_0/I_k$  является функцией обилия водорослей и их физиологической активности. Однако разница в величинах коэффициентов для разных популяций водорослей означает, что однозначно связать фотосинтез с концентрацией хлорофилла не удастся. Из этого уравнения также следует, что изменение количества света, поступающего в экосистему, должно вызывать вариации в величинах  $I_k$ . Поскольку такая вариабельность может обеспечиваться только колебаниями величин САЧ, то  $I_k$  нельзя рассматривать как показатель, свойственный конкретной популяции водорослей. С этой точки зрения гораздо существенней оказываются динамические характеристики  $I_k$  в зависимости от изменений  $I_0$ , которые должны быть индивидуальны для каждого сообщества водорослей.

Т а б л и ц а 3

Сравнение результатов расчетов по уравнению (2) и (3) для фитопланктона оз. Миннетонка

| $I_k/I_0$ по (2) | $I_k/I_0$ по (3) | Группа | $a$   | $b$   | $c$   | $d$               | $\chi^2$             |
|------------------|------------------|--------|-------|-------|-------|-------------------|----------------------|
| 0.120            | 0.119            | 1-я    | 0.654 | 0.799 | 0.976 | $6 \cdot 10^{-3}$ | $0.19 \cdot 10^{-4}$ |
| 0.165            | 0.166            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.196            | 0.195            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.180            | 0.156            | 2-я    | 0.851 | 2.040 | 2.040 | —0.07             | $3.8 \cdot 10^{-4}$  |
| 0.109            | 0.139            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.116            | 0.116            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.269            | 0.207            | 3-я    |       |       |       |                   | $54.4 \cdot 10^{-4}$ |
| 0.079            | 0.087            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.208            | 0.209            |        |       |       |       |                   |                      |
| 0.313            | 0.424            |        |       |       |       |                   |                      |

Рассмотрение уравнения (2) указывает на удивительную способность фитопланктона регулировать свои потребности к свету в зависимости от интенсивности падающей на поверхность воды радиации. Для такого регулирования фитопланктон должен «знать», сколько света проникает в водоем и характер его вертикального распределения. Однако если учесть величину турбулентности в эпилимнионе водоемов, становится ясным, что если мощность эпилимниона больше глубины проникновения света, отдельная клетка фитопланктона в течение суток несколько раз проходит весь градиент освещенности от самых верхних слоев до границы эвфотной зоны и ниже. По-видимому, эта «память» сохраняется у водорослей в течение нескольких часов, что и проявляется при их экспонировании в склянках на фиксированных горизонтах. Учитывая сказанное, становится понятным, почему уравнение (2) не могло быть применено для фотосинтеза *Oscillatoria rubescens* в гиполимнионе в период стагнации, а верхняя граница ее перемещений в результате турбулентности воды определялась положением слоя температурного скачка. В этом случае световая регуляция фотосинтеза, по-видимому, зависела от проникновения света через металимнион. К сожалению, сведения, необходимые для подобного расчета, в работе Финденегга отсутствуют.

Приведенные данные с несомненностью свидетельствуют о том, что у фитопланктона существует световая адаптация. Из уравнения (1), казалось бы, должно следовать отсутствие световой адаптации у перифитона. Это представляется странным, поскольку среди водорослей типично перифитонных видов весьма мало. Трудно предположить, что физиология водорослей существенно меняется при их прикреплении к субстрату. Однако эти противоречия снимаются, если принять во внимание, что перифитон, так же как и планктон, представляет собой трехмерное сообщество. Световое его угнетение в верхнем слое компенсируется повышением утилизации световой энергии в более глубоких слоях, как это происходит и в планктоне. В этом случае уравнение (1) является решением интеграла

$$\Sigma \Sigma P = \int_{t_1}^{t_2} \int_0^z P(t, z) dt dz \quad (5)$$

для условий отсутствия лимитирования развития водорослей по всем факторам среды, кроме света.

В уравнении (5)  $P$  — мгновенный фотосинтез,  $\Sigma \Sigma P$  — фотосинтез за некоторый отрезок времени под единицей поверхности водной экосистемы,  $t$  — время,  $z$  — глубина.

Прямых измерений вертикальной структуры фотосинтеза в пленке перифитона не проводилось, что требует применения очень тонкой микроэлектродной техники. Однако можно дать приближенную оценку вертикальной структуре фотосинтеза.

В соответствии с моделью Дж. Толлинга, интегральный фотосинтез под единицей поверхности выражается в виде

$$\Sigma P = P_{opt} / \ln(I_0 / 0.5I_{opt}), \quad (6)$$

где  $\Sigma P$  — фотосинтез под единицей поверхности;  $P_{opt}$  — фотосинтез в слое с оптимальными световыми условиями  $I_{opt}$  (Bindloss, 1976). Для некоторых средних условий, по Фолленвайдеру, выполняется равенство (Kalbe, Schulze, 1971)

$$\Sigma P = P_{opt} / 2.5. \quad (7)$$

Сходное отношение рассматривается также В. В. Бульоном (1983). Подставляя (7) в (6), находим, что в средних условиях  $I_{opt} = 0.041I_0$ . Рассмотрим эту величину применительно к р. Блу (Duffer, Dorris, 1966), фотосинтез перифитона в которой удовлетворительно описывался уравнением (1). Средняя концентрация хлорофилла в этой реке может быть принята равной  $0.32 \text{ г/м}^2$ . Для перехода к сырой массе используем экспериментально полученный коэффициент 2270 (Wachs, 1978). Эта величина больше приведенной Бульоном (1983) для фитопланктона — 50. Однако следует принять во внимание, что пленка перифитона состоит не из чистых водорослей. Принимая удельную массу водорослей равной примерно 1, находим, что толщина водорослевой пленки на дне р. Блу должна быть равной 0.73 мм. Допустим, экстинкция света в пленке целиком определяется хлорофиллом и составляет, как это было показано выше,  $13 \text{ г}^{-1}$ . Это явно заниженная величина, так как значительная часть пленки приходится на непрозрачные минеральные частицы. При таких условиях оптимальный фотосинтез будет находиться на глубине 0.25 мм, а 1 % падающей радиации (условная граница эвфотного слоя) — на 0.35 мм. Следовательно, водорослевый мат оказался «оптически толстым», чтобы максимально возможно утилизировать радиацию. Однако при неблагоприятных условиях, например при частом прохождении паводков, водорослевая пленка не успевает достаточно развиться и остается «оптически тонкой». Тогда отношение между интенсивностью радиации и утилизацией световой энергии, описываемое уравнением (1), нарушается. Такое явление отмечено нами на р. Бурее (Лебедев и др., 1978) во время частых летних паводков. Сходная картина наблюдалась и в р. Форт, где в осенне-зимние месяцы сообщества перифитона также разрушались паводками (Sumner, Fisher, 1979) и эффективность утилизации света ими в эти месяцы резко снижалась.

Весьма важным фактором, от которого зависят световые реакции фитопланктона, представляется турбулентность. В реальной системе клетки водорослей все время находятся в меняющихся световых условиях. Модели ответа на переменное световое поле в последние годы интенсивно разрабатываются Баумертом (Baumert, 1974, 1976a, 1976b; Baumert, Uhlman, 1983). На основании расчетов он пришел к выводу, что в условиях слабой турбулентности фотосинтез в меняющемся световом поле, хотя и несколько повышается, но этой величиной можно пренебречь. Для сильной турбулентности решение не было получено. С этой точки зрения представляются весьма интересными наблюдения за

реакцией перифитона на кратковременные изменения освещенности, проведенные на р. Мекам (Вирджиния, США) (Gallegos et al., 1977). Концентрация кислорода и освещенность регистрировались с 15-секундными интервалами. Для условий переменной освещенности связь между чистым фотосинтезом и радиацией описывалась уравнением

$$(P-R)(t) = g [I(t) + T(dI(t)/dt)], \quad (8)$$

где  $I$  — освещенность,  $T$  — длительность периода,  $g$  — фотосинтез при отсутствии колебаний освещенности,  $P-R$  — чистый фотосинтез.

Уравнение (8) является уравнением движения системы 1-го порядка. Методы исследования поведения подобных систем разработаны достаточно хорошо. Рассмотрим реакцию системы на изменение освещенности в течение светового дня.

Изменение освещенности в течение дня описывается уравнением (Straskraba, 1976)

$$I(t) = I_{\max} [1 - \cos(\pi t/T)], \quad (9)$$

где  $I_{\max}$  — интенсивность света в полдень,  $T$  — продолжительность дня, ч,  $t$  — номер часа от восхода солнца. В данном случае решением уравнения (8) будет

$$(P-R) = g(A \sin(\omega T) + B \cos(\omega T)).$$

Фазовый сдвиг системы —  $\varphi = \arctg B/A$ . Поскольку, как показали наблюдения на р. Мекам, на всех частотах  $\varphi = \pi/2$ , то  $A = 0$ . Отсюда окончательно имеем:

$$(P-R) = gB \cos(\omega T + (\pi/2)).$$

Так как

$$\cos(\omega T + (\pi/2)) \neq \cos(\omega T),$$

ответ системы на спад и на подъем интенсивности света несимметричен.

К сожалению, эта привлекательная своей простотой модель неприменима для анализа светового ответа отдельной клетки.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. В сообществах водорослей, где лимитирует их развитие только свет, его утилизация описывается уравнением

$$y = \sin x,$$

где  $x = 7.45 \cdot 10^{-2} I_0^{0.528}$

Такое явление наблюдается в водотоках, в которых питательные вещества в избытке. При лимитировании развития водорослей иными, кроме света, факторами эффективность его использования ими оказывается ниже, чем ожидается из вышеприведенного уравнения. Нижняя граница освещенности, при которой еще возможен фотосинтез, близка к  $0.4 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{ч})$ .

2. Отношение интенсивности радиации в слое, где фотосинтез оптимален, к интенсивности падающей на поверхность радиации

определяется плотностью популяции и ее физиологическим состоянием, характеризуемым величиной САЧ (АЧ). Изменение интенсивности падающей радиации должно сопровождаться изменением САЧ так, что отношение  $I_k/I_0$  остается постоянным.

3. В водотоках, где автотрофные организмы представлены водорослями обрастаний, оптимальный фотосинтез возможен только в случае, если пленка обрастаний способна уловить максимально возможную долю солнечной энергии, т. е. она должна быть достаточно «оптически толстой».

4. До сих пор до конца неясно влияние на фотосинтез переменного светового поля, наблюдаемого при турбулентном перемешивании воды. На основании анализа некоторых частных случаев показано, что ответ перифитона на спад и подъем освещенности не адекватен.

## ЛИТЕРАТУРА

**Айзатуллин Т. А., Лебедев Ю. И.** Моделирование трансформации органических загрязнений в экосистемах и самоочищения водотоков и водоемов // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1977. Вып. 4. С. 8—74.

**Бульон В. В.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983. 150 с.

**Винберг Г. Г., Остапеня А. П., Сивко Т. Н., Левина Р. И.** Биологические пруды в практике очистки сточных вод. Минск, 1966. 231 с.

**Винберг Г. Г., Бабицкий В. А., Гаврилов С. И., Гладкий Г. В., Захаренко И. С., Ковалевская Р. З., Михеева Т. М., Невядомская П. С., Остапеня А. П., Петрович П. Г., Потаенко Ю. С., Якушко О. Ф.** Биологическая продуктивность озер разного типа // Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971. С. 5—33.

**Каяк З.** Биологическая продукция трех Мазурских озер // Материалы 14-й конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Рига, 1969. С. 88—98.

**Лебедев Ю. М., Веселкова Т. В., Жуков Э. П., Сабусова Г. А., Стряпчий В. А.** Расчет интенсивности трансформации органического вещества в водотоке с неустановившимся движением воды // Гидробиология бассейна Амура. Владивосток, 1978. С. 3—22.

**Лебедев Ю. М., Широкова Е. Л.** Некоторые факторы среды, определяющие первичную продукцию Можайского водохранилища // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1972. № 6. С. 116—118.

**Приймаченко А. Д.** Первичная продукция фитопланктона и деструкция органического вещества водохранилища // Киевское водохранилище. Киев, 1972. С. 207—228.

**Хусаинова Н. З., Шарапова Л. И., Мамилова Р. Х., Криусенко Г. Г., Митрофанов В. П.** Биопродуктивность озер пустыни северного типа // Биология и география. Алма-Ата, 1970. Вып. 6. С. 148—154.

**Baumert H.** Turbulenzkorrekturen für die phytoplanktische  $O_2$  — Production unter Berücksichtigung der Relaxation der Photosynthese // Acta hydrophys. 1974. Vol. 19, N 1. P. 5—21.

**Baumert H.** Abschätzung von Turbulenzkorrekturen für die phytoplanktonische  $O_2$  — Production bei schwacher Turbulenz // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1976a. Bd 61, H. 5. S. 627—637.

**Baumert H.** Mathematisches Modell zur Deutung der durch intermittierende Belichtung von phytoplanktern hervorgerufenen Mehrleistung der Photosynthese // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1976b. Bd 61, H. 4. S. 517—527.

**Baumert H., Uhlman D.** Theory of upper limit to phytoplankton production

per unit area in natural waters // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* **1983**. Bd. 68, N 6. S. 753—783.

**Bindloss M. E.** The light—climate of Loch—Leven, a shallow Scottish lake, in relation to primary production by phytoplankton // *Freshwater Biol.* **1976**. Vol. 6, N 6. P. 501—518.

**Bott T. L., Brock J. T., Cushing C. E., Gregory S. V., King D., Petersen R. C.** A comparison of methods for measuring primary productivity and community respiration in streams // *Hydrobiologia*. **1978**. Vol. 60, N 1. P. 3—12.

**Buchs D., Fisher S. G.** Metabolism of a desert stream // *Freshwater Biol.* **1981**. Vol. 11, N 4. P. 301—307.

**Comita G. W.** The seasonal zooplankton cycles, production and transformation of energy in Severson Lake, Minnesota // *Arch. Hydrobiol.* **1977**. Bd 70, N 1. S. 14—66.

**Duffer W. R., Dorris T. C.** Primary productivity in a southern Great Plains stream // *Limnol. and Oceanogr.* **1966**. Vol. 11, N 2. P. 143—151.

**Edwards R. W., Owens M.** The effects of plants on river conditions. IV The oxygen balance of a chalk stream // *J. Ecol.* **1962**. Vol. 50, N 1. P. 207—220.

**Elwood J. W., Newbold J. D., Trimble A. F., Stark R. W.** The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers // *Ecology*. **1981**. Vol. 62, N 1. P. 146—158.

**Ertl M.** Primarna produkcia planktonu zo, sredneho toku Dunaja a jej vzfan k prictoku, Teplote a mnozstvu chlorophylu // *Biol. pr.* **1976**. Vol. 22, N 4. P. 81—140.

**Findenegg I.** Die Produktionsleistungen einiger planktischer Algenarten in ihrem natuerlicher Milieu // *Arch. Hydrobiol.* **1971**. Bd 69, N 3. S. 273—293.

**Gallegos C. L., Hornberger G. M., Kelly M. G.** A model of river benthic algal photosynthesis in response to rapid changes in light // *Limnol. and Oceanogr.* **1977**. Vol. 22, N 2. P. 226—233.

**Hino M.** Ecohydrodynamics // *Advances in Hydrosience*. New York, **1981**. Vol. 12. P. 143—193.

**Hornberger G. M., Kelly M. G., Eller R. M.** The relationship between light and photosynthetic rate in a river community and implications for water quality modelling // *Water Resour. Res.* **1976**. Vol. 12, N 4. P. 723—730.

**Hutchinson G.** The influence of the environment // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. **1964**. Vol. 51, N 5. P. 930—934.

**Kalbe L., Schulze N. H.** Zusammenhange zwischen Primarproduktion, Trophie und Licht im Kummerover See (Mecklenburg) // *Ztschr. gesamte Hydrobiol.* **1971**. Bd 17, N 9. S. 658—664.

**Kelly M. G., Hornberger G. M., Cosby B. J.** Continuous automated measurement of rates of photosynthesis and respiration in an undisturbed river community // *Limnol. and Oceanogr.* **1974**. Vol. 19, N 2. P. 305—312.

**Kelly M. G., Thyssen N., Moeslund B.** Light and the annual variation of oxygen- and carbon-based measurements of productivity in a macrophyte-dominated river // *Limnol. and Oceanogr.* **1983**. Vol. 28, N 3. P. 503—515.

**Kevern N. R., Ball R. C.** Primary productivity and energy relationships in artificial streams // *Limnol. and Oceanogr.* **1965**. Vol. 10, N 1. P. 74—87.

**Kilkus S. P., La Perriere J., Bachmann R. W.** Nutrients and algae in some central Iowa streams // *J. Water Pollut. Contr. Fed.* **1975**. Vol. 47, N 7. P. 1870—1879.

**Mc Intire C. D., Garrison R. L., Phinney H. K., Warren C. E.** Primary production in laboratory stream // *Limnol. and Oceanogr.* **1964**. Vol. 9, N 1. P. 92—102.

**Mc Intire C. D., Phinney H. K.** Laboratory studies of periphyton production and community metabolism in lotic environment // *Ecol. Monogr.* **1965**. Vol. 35, N 3. P. 237—258.

**Megard R. O.** Phytoplankton, photosynthesis, and phosphorus in lake Minnetonka, Minnesota // *Limnol. and Oceanogr.* **1972**. Vol. 17, N 1. P. 68—87.

**Minshall G. W.** Autotrophy in stream ecosystems // *Bioscience*. **1978**. Vol. 28, N 10. P. 767—771.

**Morgan N. C.** Productivity studies at Loch Leven (a shallow nutrient rich lowland lake) // *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa; Krakow, **1972**. P. 183—206.

**Murphy M. L.** Primary production and grazing in freshwater and intertidal



reaches of a coastal stream. Southeast Alaska // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 4. P. 805—815.

**Naiman R. J.** Primary production, standing stock and export of organic matter in a Mohave Desert thermal stream // Limnol. and Oceanogr. 1976. Vol. 21, N 1. P. 60—73.

**Naiman R. J., Sedell J. R.** Relationships between metabolic parameters and stream order in Oregon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 5. P. 834—847.

**Odum N. T.** Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida // Ecol. Monogr. 1957. Vol. 27, N 1. P. 55—112.

**Pfeifer R. J., Mc Differt W. F.** Some factors affecting primary productivity in stream riffle communities // Arch. Hydrobiol. 1975. Vol. 75, N 3. P. 306—317.

**Simonsen W. T., Harremoës P.** Oxygen and pH fluctuations in rivers // Water Res. 1978. Vol. 12, N 7. P. 477—489.

**Stockner J. G.** Algal growth and primary productivity in a thermal stream // J. Fish. Res. Board. Can. 1968. Vol. 25, N 10. P. 2037—2058.

**Straskraba M.** Development of analytical phytoplankton model with parameters empirically related to dominant controlling variables // Akad. Wiss. DDR. Jg. 1974. Berlin, 1976. P. 33—65.

**Sumner W. T., Fisher S. G.** Periphyton production in Fort River, Massachusetts // Freshwater Biol. 1979. Vol. 9, N 3. P. 202—212.

**Tilzer M. M., Schwartz K.** Seasonal and vertical patterns of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake // Arch. Hydrobiol. 1976. Vol. 77, N 4. P. 488—504.

**Wachs B.** Produktionsbiologische Untersuchungen an der Loisach anhand von Aufwuchsmessungen // Arch. Hydrobiol. 1978. Suppl., Bd 68, N 1. S. 77—99.

## ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗ. СЕВАН И ИХ СВЯЗЬ С ПРОЦЕССАМИ ПОГЛОЩЕНИЯ КИСЛОРОДА В ГИПОЛИМНИОНЕ

**А. С. Парпаров**

Севанская гидробиологическая станция АН АрмССР, Севан

Одна из основных концепций современной лимнологии состоит в признании определяющего влияния первичной продукции на функционирование последующих звеньев трофической цепи и трофический статус водоема в целом (Винберг, 1960; Россолимо, 1977).

При эвтрофировании водоемов возникает цепь причинно-следственных связей: рост первичной продукции планктона—увеличение осадения взвешенных веществ—развитие анаэробных условий у дна—усиление выделения биогенных элементов из донных отложений. По крайней мере на определенном этапе эвтрофирования такая цепь становится замкнутой, приобретая характер положительной обратной связи.

Наряду с первичной продукцией планктона важным показателем интенсивности эвтрофирования, а также эффективности мероприятий, направленных на замедление эвтрофирования, служит скорость поглощения кислорода в гипolimнионе. Концепция

связи ареального дефицита кислорода с трофическим статусом водоема (Хатчинсон, 1969) детализирована Чарлтоном, исследовавшим влияние морфометрии, температуры и содержания хлорофилла *a* на скорость поглощения кислорода в гипolimнионе (Charlton, 1980a, 1980b).

Изучение связей биопродукционных показателей с процессами поглощения кислорода у дна имеет особое значение для оз. Севан, эвтрофирование которого происходило в результате резкого изменения его морфометрии (Оганесян и др., 1977).

Озеро Севан — крупнейший водоем Кавказа — расположено в северо-западной части Армянского нагорья на высоте 1897.5 м над ур. м. Озеро состоит из двух морфометрически различных частей — глубоководного Малого и сравнительно мелководного Большого Севана. Некоторые лимнологические характеристики озера приведены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Некоторые лимнологические показатели оз. Севан (1 — дроспусковой период; 2 — современные значения)

| Показатель                     | Малый Севан |         | Большой Севан |         |
|--------------------------------|-------------|---------|---------------|---------|
|                                | 1           | 2       | 1             | 2       |
| Площадь, км <sup>2</sup>       | 384         | 328     | 1032          | 916     |
| Объем, км <sup>3</sup>         | 19.5        | 12.8    | 39.0          | 20.9    |
| Средняя глубина, м             | 50.9        | 39.2    | 37.7          | 23.6    |
| Прозрачность по диску Секки, м | 14.3        | 3.5 *   | 14.3          | 2.8 *   |
| pH                             | 9.2         | 8.6—8.8 | 9.2           | 8.6—8.8 |
| Минеральный азот, мг/л         | 0.00        | 0.10 *  | 0.00          | 0.10 *  |
| Минеральный фосфор, мг/л       | 0.320       | 0.025   | 0.320         | 0.025   |

П р и м е ч а н и я. При составлении таблицы были использованы следующие источники: для морфометрических показателей — Гезальян, 1984, прозрачности для дроспускового периода — Владимирова, 1947, гидрохимических показателей для дроспускового периода — Лятти, 1932, гидрохимических показателей для современного периода — Парпарова, 1985. Звездочкой (\*) обозначены средние значения за 1982—1983 гг.

С целью использования в народном хозяйстве в 1939—1977 гг. попуски воды из озера были увеличены, вследствие чего его уровень понизился на 18.5 м. До спуска уровня озеро было олиготрофным водоемом (Гамбарян, 1968). Основными продуцентами были фитопланктон и макрофиты, продукция которых находилась в соотношении 2 : 1. Такое соотношение не позволяет классифицировать оз. Севан как «макрофитный» водоем (Покровская, 1983). Признаки интенсификации эвтрофирования озера прослеживаются с 1964 г., наиболее детально описан период 1976—1983 гг. Основные признаки эвтрофирования оз. Севан — увеличение первичной продукции планктона (Парпаров, 1983) и последующих звеньев трофической цепи (Островский, 1983; Симонян, 1983; Тифенбах, 1983), а также увеличение рыбопродуктивности озера (Смолей, Южакова, 1979). В летний период в озере развивается «цветение» воды синезелеными водорослями; в конце стратификации в при-

донных слоях воды гипolimниона концентрация кислорода снижается до аналитического нуля. Биомасса макрофитов сократилась в 30 раз (Гамбарян, 1979). Существенная особенность эвтрофирования оз. Севан состояла в том, что оно сопровождалось снижением (а не увеличением, как обычно) концентрации фосфора (Парпарова, Парпаров, 1983).

В качестве основной меры, способной радикально замедлить интенсивность эвтрофирования оз. Севан, можно рассматривать подъем его уровня (Оганесян и др., 1977). С целью осуществления подъема уровня с 1981 г. в озеро по 48-километровому тоннелю перебрасываются воды р. Арпы, запланирована также переброска вод других рек.

Для оценки продукционных возможностей оз. Севан первичная продукция планктона и деструкция органического вещества измерялись в 1976—1984 гг. на двух типичных пелагических станциях Малого (ст. 4, глубина 60 м) и Большого (ст. 22, глубина 28 м) Севана кислородно-скляночным методом (Винберг, 1960) Одновременно (в 1976—1981 гг.) отбирались пробы для определения концентрации хлорофилла *a* методом спектрофотометрирования ацетонового экстракта (Report. ., 1966) и содержания кислорода (методом Винклера) В 1982—1983 гг. определения концентрации хлорофилла *a* выполнялись Л. О. Глущенко. При переходе от хлорофилла (Хл) к биомассе (*B*) использовали соотношение (Бульон, 1984) *B* = 500 Хл. Ареальный дефицит кислорода (в среднем за июнь—август) рассчитывался по Хатчинсону (1969). Для расчетов использовались материалы Б. Я. Слободчикова (1953), М. Е. Гамбаряна (1968), М. Г Гезаляна и Л. И. Хорлашко (1979), архивные материалы и результаты наблюдений автора.

Результаты определений первичной продукции планктона и деструкции органического вещества в оз. Севан приведены в табл. 2. Как видно из таблицы, первичная продукция планктона оз. Севан,

Т а б л и ц а 2

**Валовая первичная продукция планктона (*A*)  
и деструкция органического вещества (*D*)  
в оз. Севан, гО/(м<sup>2</sup> · сут)**

| Год    | Ст. 4    |          | Ст. 22   |          |
|--------|----------|----------|----------|----------|
|        | <i>A</i> | <i>D</i> | <i>A</i> | <i>D</i> |
| 1959 * | 0.81     | 2.05     | 0.50     | —        |
| 1976   | 5.07     | —        | 5.91     | —        |
| 1977   | 5.61     | 9.28     | 6.11     | 6.59     |
| 1978   | 4.69     | —        | 4.56     | —        |
| 1979   | 2.64     | —        | 2.40     | —        |
| 1980   | 2.73     | —        | 3.37     | —        |
| 1981   | 3.19     | —        | 2.35     | —        |
| 1982   | 2.22     | 4.62     | 2.47     | 4.83     |
| 1983   | 1.38     | 3.49     | 1.77     | 3.74     |
| 1984   | 2.42     | 5.95     | 2.30     | 4.62     |

\* По данным Гамбаряна (1968).

достигнув в 1976—1977 гг очень высоких значений ( $6-7 \cdot 10^3$  ккал/(м<sup>2</sup> · год)), затем довольно быстро снизилась и затем стабилизировалась на протяжении ряда лет на уровне 3000 ккал/(м<sup>2</sup> · год). Эта величина втрое превышала уровень первичной продукции в 1959 г. (Гамбарян, 1968). Сравнительно низкие величины первичной продукции в 1983 г. связаны с сокращением вегетационного периода вследствие аномального ледостава с толстым (около 20 см) слоем снега на льду.

Уменьшение межгодовой изменчивости и приближение сезонной динамики первичной продукции и биомассы фитопланктона к характерной для дроспускового периода (Парпаров, 1983) показывает, что величина первичной продукции 3000 ккал/(м<sup>2</sup> · год) близка к стационарному для нынешнего состояния экосистемы значению (при условии сохранения постоянства морфометрии озера и нагрузок биогенными элементами).

Как одно из наиболее отрицательных последствий эвтрофирования оз. Севан можно рассматривать развитие в период стратификации анаэробных условий у дна. Сопоставление архивных и опубликованных материалов (Гезалян, Хорлашко, 1979) показало, что резкая убыль кислорода в гипolimнионе произошла в период с 1970 по 1974 г. Представляет интерес оценка изменений скорости поглощения кислорода в гипolimнионе на разных стадиях эвтрофирования озера.

Многолетняя динамика ареального дефицита кислорода (АД) на ст. 4 и 22 в сопоставлении с динамикой первичной продукции и биомассы фитопланктона представлены на рис. 1 и 2. В табл. 3 приведены средние значения и диапазоны изменений АД в различные периоды: 1958—1960 гг., когда озеро сохраняло основные черты олиготрофии; в высокопродуктивные годы (1975—1977 гг.) и годы снижения интенсивности эвтрофирования (1980—1982 гг.).

Т а б л и ц а 3

Средние значения ареального дефицита кислорода, гО/(м<sup>2</sup> · сут), в оз. Севан в разные годы (в скобках — диапазон изменений)

| Часть озера   | 1958—1960        | 1975—1977         | 1980—1982        |
|---------------|------------------|-------------------|------------------|
| Малый Севан   | 0.95 (0.40—1.35) | 12.68 (2.00—3.35) | 2.07 (1.60—2.30) |
| Большой Севан | 0.55 (0.40—0.70) | 1.27 (0.90—1.56)  | 1.16 (0.64—1.60) |

На основании данных табл. 3 можно сделать следующие заключения.

1. Ареальный дефицит кислорода в Большом Севане в среднем вдвое меньше, чем в Малом Севане. Однако вследствие меньшей средней глубины Большого Севана скорость поглощения кислорода в единице объема его гипolimниона выше, чем в Малом Севане.

2. Эвтрофирование озера сопровождалось ростом ареального дефицита кислорода в обеих частях озера.

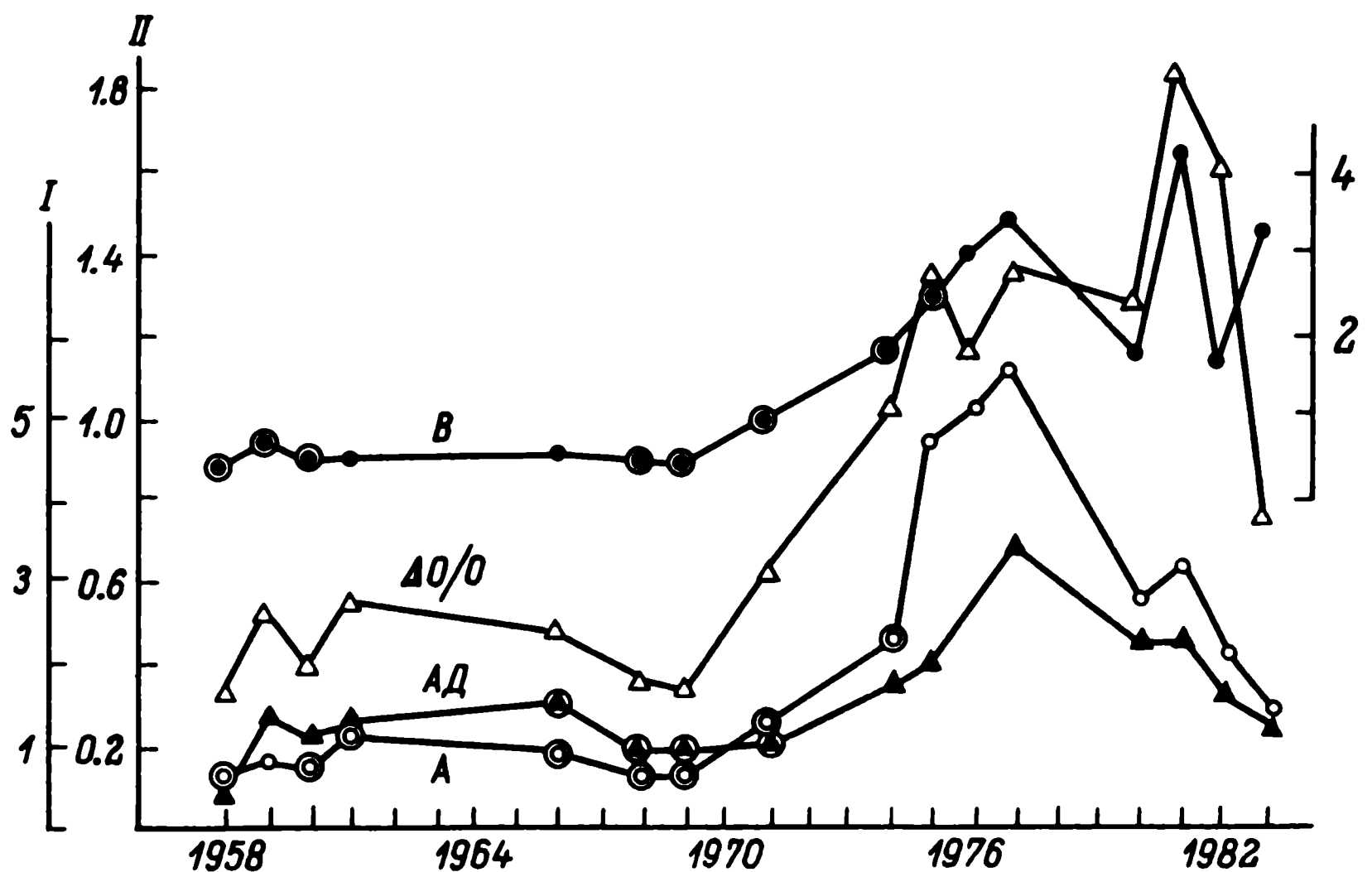


Рис. 1. Многолетняя динамика первичной продукции (А), биомассы фитопланктона (В), ареального дефицита кислорода (АД) и удельной скорости убыли кислорода у дна ( $\Delta O/O$ ) на ст. 4.

На оси ординат: слева — I — первичная продукция и ареальный дефицит кислорода,  $гО/(м^2 \cdot сут)$ , II — удельная скорость убыли кислорода у дна, %; справа — биомасса фитопланктона,  $г/м^3$ . Кругом обведены точки, полученные из уравнений  $AD = 0.64 (1.09)^{\Delta O/O}$ ,  $B = 0.08 (\Delta O/O)^{1.33}$ ,  $A = 0.13 (\Delta O/O)^{2.24}$ .

Однако замедление интенсивности эвтрофирования озера, снижение первичной продукции планктона в нем в 1980—1982 гг. не привело к адекватному снижению ареального дефицита кислорода. Такой «гистерезис» показывает, что поглощение кислорода в гипolimнионе представляет собой отражение не только протекающих в данный момент процессов продуцирования, но и совокупности процессов, относящихся к некоторому предшествующему отрезку времени.

Представляет интерес оценка соотношений между ареальным дефицитом кислорода и первичной продукцией планктона, деструкцией и седиментацией органического вещества (табл. 4). Отношение  $AD/A$  может рассматриваться как показатель потенциальной способности минерализации взвешенного органического вещества в гипolimнионе.

Прослеживаемое по данным табл. 4 снижение  $AD/A$  в период 1959—1984 гг. является следствием как увеличения первичной продукции, так и уменьшения средней глубины гипolimниона. Следует отметить, что в годы стабилизации уровня озера (1977—1984 гг.) в Малом Севане изменения А не сопровождались соответствующими изменениями  $AD/A$ . В Большом Севане скорость поглощения кислорода в гипolimнионе оказалась более чувствительной к изменению первичной продукции.

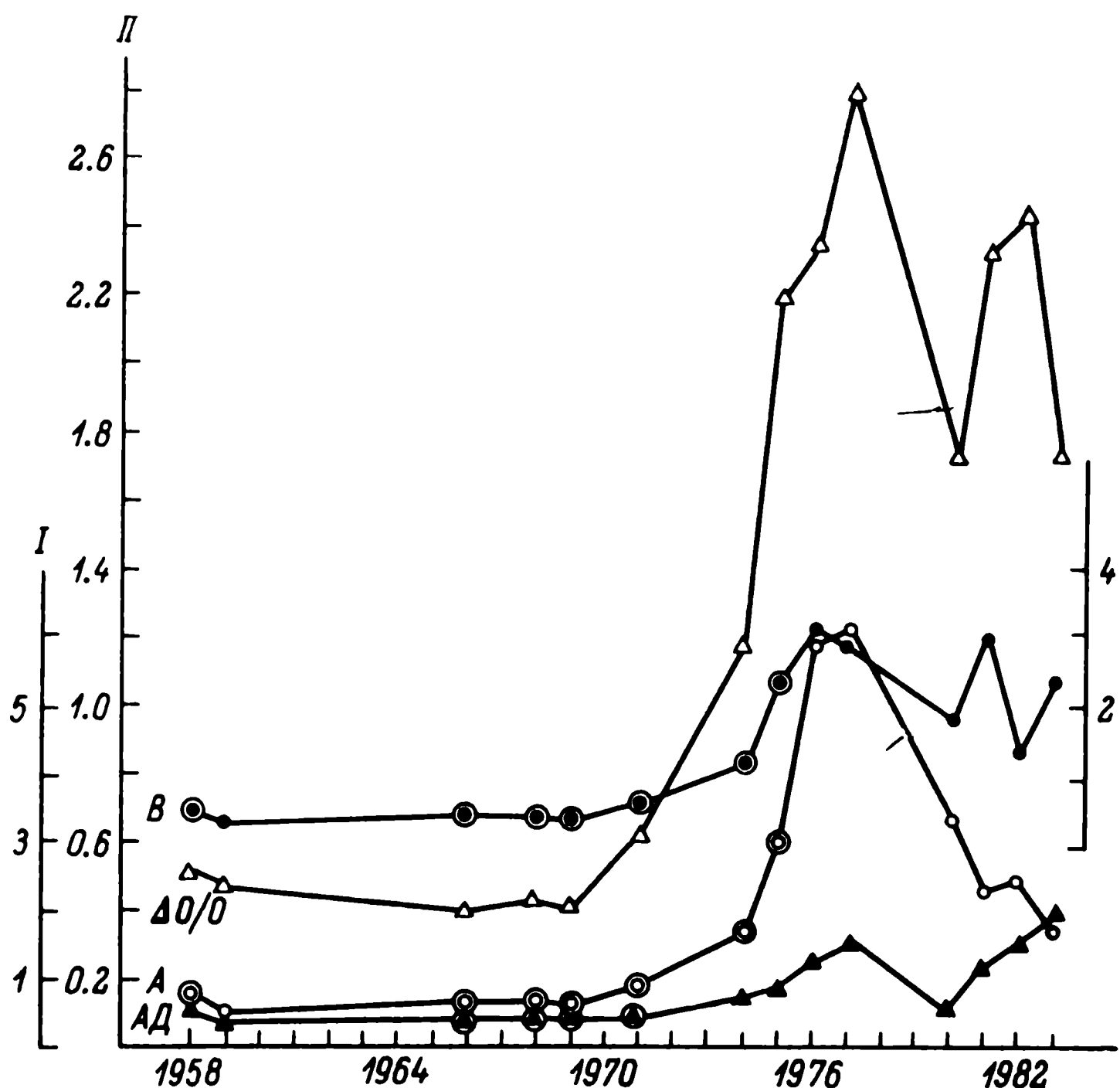


Рис. 2. Межгодовая динамика первичной продукции (А), биомассы фитопланктона (В), ареального дефицита кислорода (АД) и удельной скорости убыли кислорода у дна ( $\Delta O/O$ ).

Обозначения на осях как на рис. 1. Кругом обведены точки, полученные из уравнений  $AD = 0.40(1.05)^{\Delta O/O}$ ,  $B = 0.07(\Delta O/O)^{1.13}$ ,  $A = 0.18(\Delta O/O)^{0.93}$

Отношение  $AD/D$ , как видно из табл. 4, оказалось близким для обеих частей озера и довольно стабильным на протяжении ряда лет. Это означает, что в период наблюдений на гипolimнион в озере приходилась приблизительно постоянная доля суммарной деструкции.

Седиментация взвешенных органических веществ с учетом ре-суспензии в среднем за 1982 г. была близкой в обеих частях озера и составляла  $0.44$  и  $0.49$  гО/(м<sup>2</sup> · сут) в Малом и Большом Севане соответственно (Глущенко, Парпаров, 1983). Эта величина составляет менее одной трети АД (табл. 4). Таким образом, поглощение кислорода на минерализацию органической взвеси (даже при условии ее полного окисления) составляет менее 30 % от его поглощения в гипolimнионе. Это согласуется с высказываниями о преобладающей роли выделяемых из донных отложений веществ в создании ареального дефицита кислорода (Mathias, Bagica, 1980). В частности, укажем на появившиеся в последние



Отношение ареального дефицита кислорода к первичной продукции ( $АД/А$ ), деструкции ( $АД/Д$ ) и седиментации органического вещества ( $АД/С$ ) в оз. Севан в разные годы

| Год  | Малый Севан |        |        | Большой Севан |        |        |
|------|-------------|--------|--------|---------------|--------|--------|
|      | $АД/А$      | $АД/Д$ | $АД/С$ | $АД/А$        | $АД/Д$ | $АД/С$ |
| 1959 | 1.67        | 0.20   | —      | 0.80          | —      | —      |
| 1977 | 0.60        | 0.36   | —      | 0.25          | 0.24   | —      |
| 1982 | 0.72        | 0.35   | 3.65   | 0.65          | 0.33   | 3.24   |
| 1984 | 0.75        | 0.30   | —      | 0.45          | 0.23   | —      |

годы сведения о выделении в оз. Севан значительных количеств метана из донных отложений (Бабаян, 1984).

Изучение ареального дефицита кислорода и анализ его связей с различными биопродукционными процессами дают важную лимнологическую информацию. Однако не всегда имеются подробные сведения о вертикальном распределении кислорода и температуры, необходимые для расчета  $АД$ . Для оз. Севан за достаточно длительный промежуток времени выполнены измерения концентраций кислорода в придонных слоях воды. Простейшая обработка полученных данных позволяет связать этот показатель с другими (в том числе и с биопродукционными) характеристиками озера. Средняя за период устойчивой температурной стратификации (июнь—август) удельная скорость убыли кислорода у дна рассчитывалась из простого соотношения

$$\Delta O/O = (2 ([O]_{t_2} - [O]_{t_1}) / (t_2 - t_1) ([O]_{t_2} + [O]_{t_1})), \% \quad (1)$$

где  $\Delta O/O$  — удельная скорость убыли кислорода у дна,  $\text{мкг}/(\text{мг} \cdot \text{сут})$ ;  $[O]_t$  — концентрация кислорода в воде у дна в момент времени  $t$ ,  $\text{мг}/\text{л}$ .

Удельная скорость убыли кислорода ( $\Delta O/O$ ) связана достоверной положительной связью с ареальным дефицитом кислорода ( $АД$ ,  $\text{гО}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ), первичной продукцией планктона ( $A$ ,  $\text{гО}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) и биомассой фитопланктона ( $B$ ,  $\text{г}/\text{м}^3$ ) (табл. 5). Причем в Большом Севане (ст. 22) для всех рассмотренных показателей эта связь выражена сильнее. При расчете регрессионных уравнений связи с биомассой фитопланктона были использованы материалы разных исследователей: Легович (по: Мешкова, 1975); В. Н. Никулиной и А. Т. Мнацаканян, 1984; данные автора и Л. О. Глущенко по содержанию хлорофилла  $a$ .

Для всей совокупности рассмотренных данных получены следующие уравнения:

$$\ln \Delta O/O = (0.63 \pm 0.25) \ln B + (2.17 \pm 0.24); r = 0.82, n = 17, \quad (2)$$

$$\ln \Delta O/O = (0.56 \pm 0.35) \ln A + (2.13 \pm 0.40); r = 0.68, n = 16. \quad (3)$$

Полученные уравнения исследованных зависимостей использованы для восполнения имеющихся пробелов в определениях биопродукционных характеристик фитопланктона и по крайней мере качественной оценки динамики эвтрофирования оз. Севан.

Уравнения связи между первичной продукцией, биомассой фитопланктона, ареальным дефицитом и удельной скоростью поглощения кислорода у дна (обозначения в тексте)

| Ст. 4                                                                           | Ст. 22                                                                          |
|---------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| $AD = (0.36 \pm 0.22) A + (0.91 \pm 0.67) *$<br>$r = 0.84, ** n = 8 ***$        |                                                                                 |
| $\ln AD = (0.01 \pm 0.05) \Delta O/O + (-0.45 \pm 0.52)$                        | $\ln AD = (0.05 \pm 0.02) \Delta O/O + (-0.91 \pm 0.41)$<br>$r = 0.88, n = 10$  |
| $\ln \Delta O/O = (0.44 \pm 0.33) \ln A + (2.01 \pm 0.47)$<br>$r = 0.74, n = 8$ | $\ln \Delta O/O = (0.69 \pm 0.51) \ln A + (2.23 \pm 0.59)$<br>$r = 0.81, n = 8$ |
| $\ln \Delta O/O = (0.53 \pm 0.31) \ln B + (1.98 \pm 0.30)$<br>$r = 0.84, n = 9$ | $\ln \Delta O/O = (0.77 \pm 0.43) \ln B + (2.38 \pm 0.29)$<br>$r = 0.93, n = 8$ |

\* Для ст. 22 связь между AD и A недостоверная (r = 0.31).  
\*\* r — коэффициент корреляции.  
\*\*\* n — число измерений.

Как видно из рис. 1 и 2, значительное ускорение поглощения кислорода у дна в обеих частях озера произошло в период между 1970 и 1974 гг. Учитывая наличие достоверной положительной связи между скоростью убыли кислорода у дна и первичной продукцией и биомассой фитопланктона, можно утверждать, что в этот же период резко возросла интенсивность эвтрофирования озера. Это подтверждается расчетными оценками, основанными на использовании вышеприведенных уравнений (1, 2).

Таким образом, исследование связи между продукционными характеристиками фитопланктона и скоростью поглощения кислорода в гипolimнионе позволяет сделать следующие выводы.

1. Удельная скорость поглощения кислорода в придонных слоях воды в оз. Севан связана достоверной положительной связью с ареальным дефицитом кислорода, первичной продукцией и биомассой фитопланктона, что дает возможность использовать данный показатель в качестве индикатора изменений скорости эвтрофирования, а также оценки эффективности мероприятий по замедлению эвтрофирования.

2. Запаздывание изменений ареального дефицита по отношению к устойчивым изменениям первичной продукции, большая величина отношения ареального дефицита к седиментации взвешенного органического вещества свидетельствуют об инерционности процессов, приводящих к образованию ареального дефицита кислорода в оз. Севан в современных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Бабаян Ж. К. Микробиологические процессы круговорота азота в озере Севан: Автореф. дис. . канд. биол. наук. М., 1984. 25 с.  
Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1984. 150 с.  
Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

**Владимирова К. С.** Фитопланктон озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. ст. 1947. Т. 9. С. 69—144.

**Гамбарян М. Е.** Микробиологические исследования оз. Севан. Ереван, 1968. 166 с.

**Гамбарян П. П.** Распределение макрофитов в оз. Севан // Экология гидробионтов оз. Севан. Ереван, 1979. С. 123—129.

**Гезалян М. Г.** О некоторых современных морфометрических и гидрологических характеристиках Малого и Большого Севана // Лимнология горных водоемов. Ереван, 1984. С. 57—58.

**Гезалян М. Г., Хорлашко Л. И.** О кислородном режиме оз. Севан (по данным 1974—1976 гг.) // Экология гидробионтов оз. Севан. Ереван, 1979. С. 24—37.

**Глущенко Л. О., Парпаров А. С.** Некоторые элементы баланса органического вещества в оз. Севан // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. 4-го Всесоюз. симпоз. Петрозаводск, 1983. С. 29—30.

**Лятти С. Я.** Гидрохимический очерк оз. Севан // Материалы по исследованию оз. Севан и его бассейна. Л., 1932. Ч. 2, вып. 2. 225 с.

**Мешкова Т. М.** Закономерности развития зоопланктона в оз. Севан. Ереван, 1975. 275 с.

**Никулина В. Н., Мнацаканян А. Т.** Фитопланктон оз. Севан в 1979—1981 гг. // Экспериментальные и полевые исследования гидробионтов оз. Севан. Ереван, 1984. С. 18—43.

**Оганесян Р. О., Парпаров А. С., Симонян А. А.** Биолимнологические аспекты севанской проблемы // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30, № 10. С. 102—106.

**Островский И. С.** Продукция массовых видов зообентоса и их роль в экосистеме оз. Севан: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1983. 24 с.

**Парпаров А. С.** Некоторые итоги изучения первичной продукции оз. Севан // Продукционные процессы в экосистеме оз. Севан. Ереван, 1983. С. 14—50.

**Парпарова Р. М.** Особенности круговорота фосфора в озере Севан на фоне изменений его гидрохимического режима в связи с антропогенным воздействием: Автореф. дис. канд. геогр. наук. Ростов, 1985. 24 с.

**Парпарова Р. М., Парпаров А. С.** О роли фосфора в экосистеме оз. Севан // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. М., 1983. С. 178—179.

**Покровская Т. Н.** Особенности формирования и функционирования макрофитных озер в естественных условиях // Макрофитные озера и их эвтрофирование. М., 1983. С. 5—20.

**Россолимо Л. Л.** Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М., 1977. 143 с.

**Симонян А. А.** Продукция массовых видов копепод и коловраток Малого Севана // Продукционные процессы в экосистеме оз. Севан. Ереван, 1983. С. 51—82.

**Слободчиков Б. Я.** Кислородный режим оз. Севан по данным 1947—1948 гг. // Тр. Севан. гидробиол. ст. 1953. Т. 14. С. 165—182.

**Смолей А. И., Южакова Г. Г.** Материалы по состоянию запасов лососевых рыб оз. Севан в 1971—1975 гг. // Экология гидробионтов оз. Севан. Ереван, 1979. С. 212—220.

**Тифенбах О. И.** Бактериальная флора и продукция ее биомассы в условиях современного гидробиологического режима оз. Севан: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.

**Хатчинсон Дж.** Лимнология. М., 1969. 591 с.

**Charlton M. N.** Oxygen depletion in lake Erie: Has there been any change? // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980a. Vol. 37, N 1. P. 72—81.

**Charlton M. N.** Hypolimnion oxygen consumption in lakes: discussion of productivity and morphometry effects // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980b. Vol. 37, N 10. P. 1531—1539.

**Mathias J. A., Barica J.** Factors controlling oxygen depletion in the ice covered lakes // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 2. P. 185—194.

**Report of SCOR-UNESCO working group 17.** Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO, 1966. P. 9—18.

# СВЕТОТЕМПЕРАТУРНАЯ ВЗАИМОСВЯЗЬ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРАНИЦ СУЩЕСТВОВАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Ю. Г. Гигиняк

Институт Зоологии АН БССР, Минск

Экологические границы существования гидробионтов определяют среди прочего такие важнейшие факторы, как свет и температура. Их действие на животных, как правило, постоянно и осуществляется совместно, так как термику водоемов определяет главным образом солнечная радиация. Тепловая энергия концентрируется в основном в приповерхностном слое воды. В чистой океанической воде в верхнем сантиметровом слое поглощается 27 % радиации, в метровом 62 % и только 0.45 % всей энергии доходит до глубины 100 м (Дитрих, Калле, 1961). Количество солнечной энергии, поступающей на единицу площади водной поверхности, зависит от географической широты, сезона и времени суток (рис. 1). Так, например, в экваториальной зоне летний период составляет 7—8 мес, в тропиках и субтропиках 4, в умеренной зоне 3, в полярных областях 1—1.5 мес.

В природе встречаются различные комбинации светлой и темной частей суток. В полярных областях они достигают максимальных значений, т. е. 24 ч.

Температура жидкой воды, населенной организмами, не падает ниже  $-7.75^{\circ}\text{C}$ . Такая температура была определена в оз. Балпаш в Целиноградской обл. Казахстана (Зернов, 1949). Максимальные значения температуры воды с обитающими в них гидробионтами

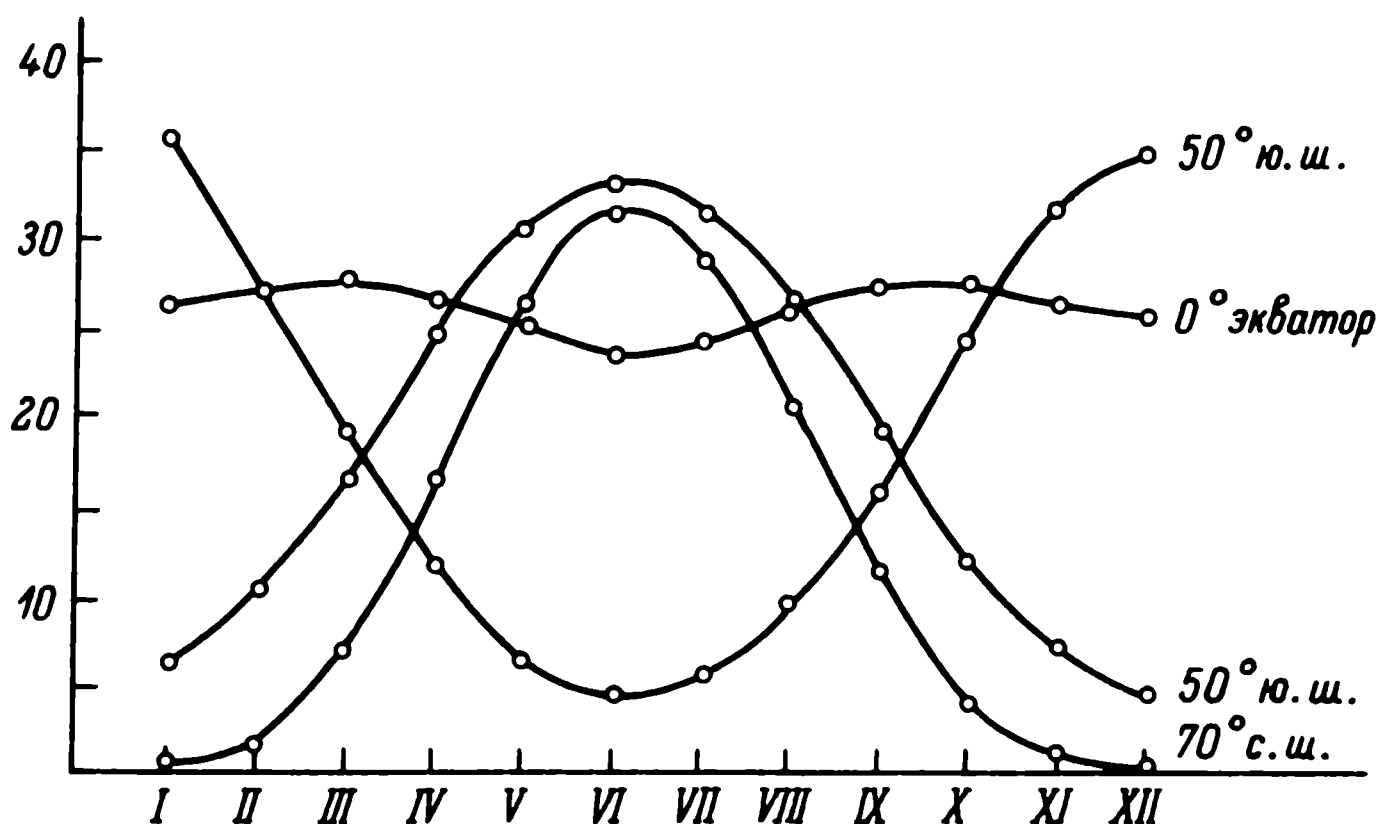


Рис. 1. Годовая динамика суммарной радиации при безоблачном небе в разных широтах. (Из: Жуков, 1967).

На оси ординат — радиация, мДж/м<sup>2</sup>

достигают 93—97 °С (Березина, 1973; Константинов, 1979). Таким образом, температурный диапазон жизни в водной среде близок к 100 °С.

Изменения температуры воды на поверхности Мирового океана более показательны, чем на глубинах, так как сезонная смена природных условий определяется изменением количества солнечного тепла, достигающего поверхности нашей планеты, в частности только верхних горизонтов воды.

Самая высокая среднегодовая температура воды в океане наблюдается в экваториальной зоне между 5 и 10° с. ш. — 27.4 °С при годовой амплитуде колебаний около 1 °С. На экваторе температура воды близка к 26 °С при той же амплитуде. В умеренных широтах годовые колебания температуры воды значительно выше, чем в тропиках, и превышают 25 °С. С переходом от умеренных широт к полярным годовые амплитуды колебаний температуры воды постепенно уменьшаются и в Северном Ледовитом океане составляют 1 °С и менее при среднегодовой температуре, близкой к 0 °С (Степанов, 1974).

Температурный диапазон существования животных-гидробионтов в области высоких температур составляет 55—60 °С (Зернов, 1949; Константинов, 1979). Именно при этих температурах происходит разрушение большинства ферментов и денатурация белков. Только некоторые бактерии и водоросли способны существовать вплоть до максимально высоких значений температур жидкой природной воды. Термофильные бактерии при этом представлены в основном анаэробами.

Учитывая первостепенное значение света и температуры как важнейших абиотических факторов среды, нами построен график, связывающий эти два параметра (рис. 2) (Гигиняк, 1984). Максимальная продолжительность светлой и темной частей суток свойственна полярным областям (24 ч). Этому соответствует среднегодовая температура воды 0 °С (точка *A*) при минимальных ее значениях, близких к -2 °С. На экваторе соотношение светлой и темной частей суток составляет 12 : 12 ч при среднегодовой температуре 26 °С (точка *B*). Соединив на графике эти две точки, получаем отрезок *AB*, продолжение которого пересекает ось температур при 52 °С (точка *C*). Эта температура является практически предельной для существования водных животных (Зернов, 1949; Константинов, 1979). Отрезок *DE* на этом же графике показывает, что в умеренных широтах снижение температуры воды в зимний период связано с уменьшением длины светлой части суток.

Исходя из максимальной и минимальной продолжительности дня в умеренных широтах 17 ч 37 мин (22 июня, точка *D*) и 6 ч 57 мин (22 декабря, точка *E*) и опуская перпендикуляры из этих точек на ось абсцисс, получаем значения температуры 14 и 38 °С. Точка со значением 14 °С определяет температуру воды, выше которой размножение полярных видов не происходит. Температура 38 °С является пороговой для существования большинства водных животных тропиков и умеренных широт. Так, напри-

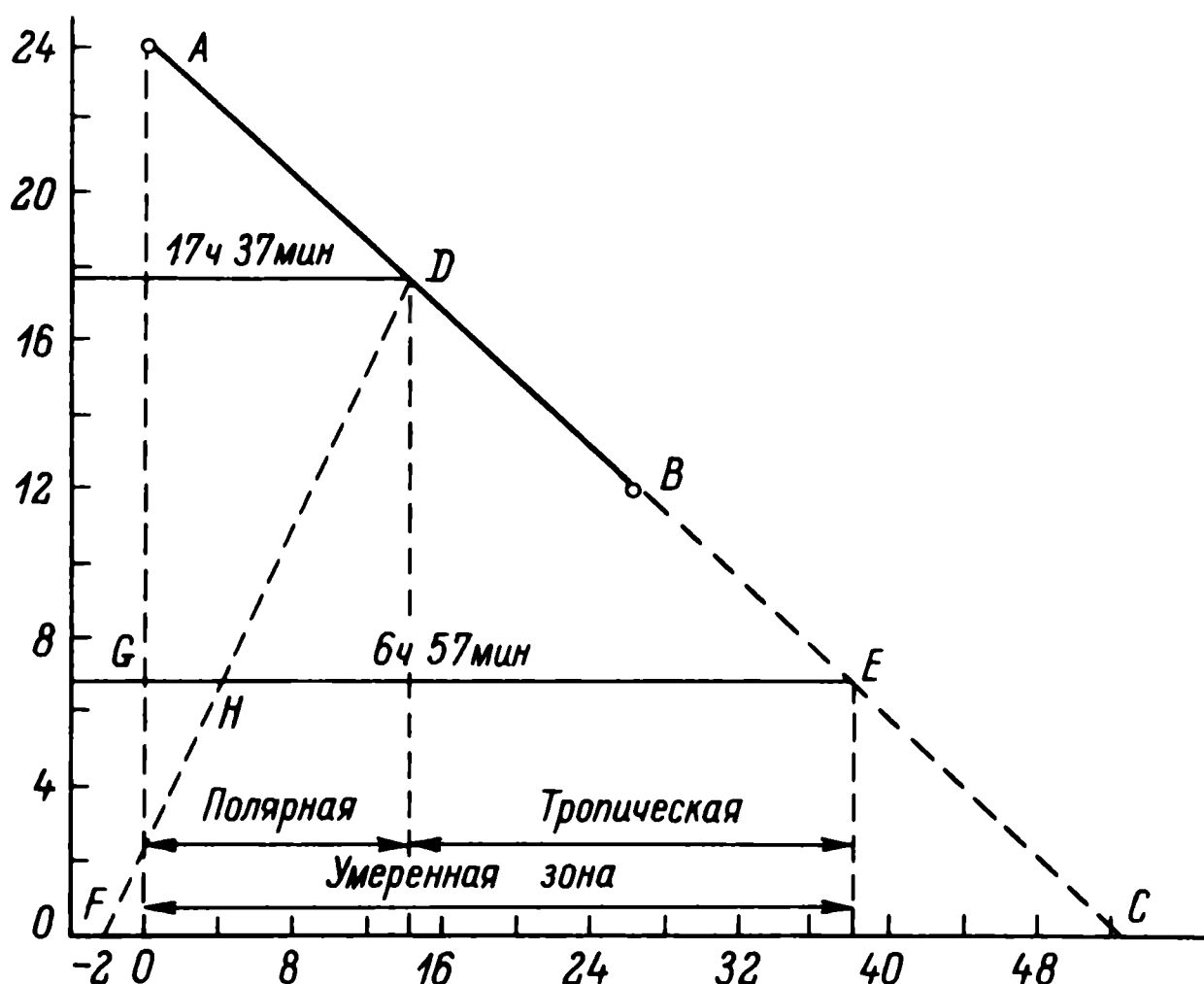


Рис. 2. Взаимозависимость продолжительности дня и температуры воды в разных климатических зонах. Пояснения в тексте.

На оси абсцисс — температура воды на поверхности, °C; на оси ординат — продолжительность дня, ч.

мер, для типичного представителя тропической фауны — пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* De Man — максимальная и минимальная температуры акклимации оказались равными — соответственно 37.3 и 14.3 °C. Выживаемость этих креветок и интенсивность их питания резко снижались при температурах выше 37 и ниже 15 °C (Uno et al., 1975).

О приспособлении этих креветок к низким температурам (ниже 14—15 °C) в литературе нет практически никаких данных. Только Фарманфарманиан (Farmanfarmanian, 1975) считает, что минимальная критическая температура для предварительно акклиматизированных при 20 °C взрослых креветок этого вида близка к 12.5 °C. В целом же существует мнение (Silverthorn, Reese, 1978), что имеется какой-то генетический нижний летальный предел, ниже которого животные уже не могут приспособиться к существованию в данных условиях.

В настоящее время еще не выяснено, является ли верхний летальный предел температуры специфичным для вида или он варьирует в зависимости от температурных условий среды обитания. Так, для брюхоногих моллюсков *Lymnaea stagnalis* верхняя летальная температура практически постоянна, в то время как для *Physella integra* она изменяется в зависимости от температуры среды обитания (рис. 3). У исследованной нами субтропической пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* также обнаружена зависимость верхней летальной температуры от температуры среды обитания. Однако эта зависимость прослеживается только



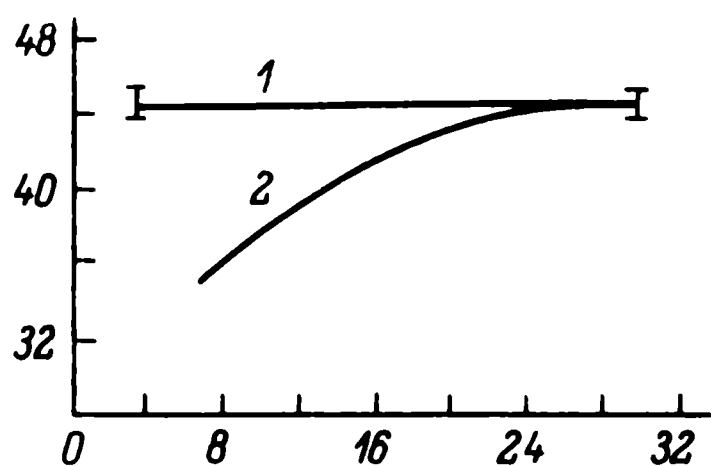


Рис. 3. Зависимость верхней летальной температуры от температуры среды обитания для брюхоногих моллюсков.

1 — *Lymnaea stagnalis*, 2 — *Physella integra*. На оси абсцисс — температура воды, °С; на оси ординат — верхняя летальная температура, °С.

Рис. 4. Связь верхней летальной температуры с температурой среды обитания у субтропической пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* из водоема-охладителя (БССР).

На оси абсцисс — температура воды, °С; на оси ординат — верхняя летальная температура, °С.

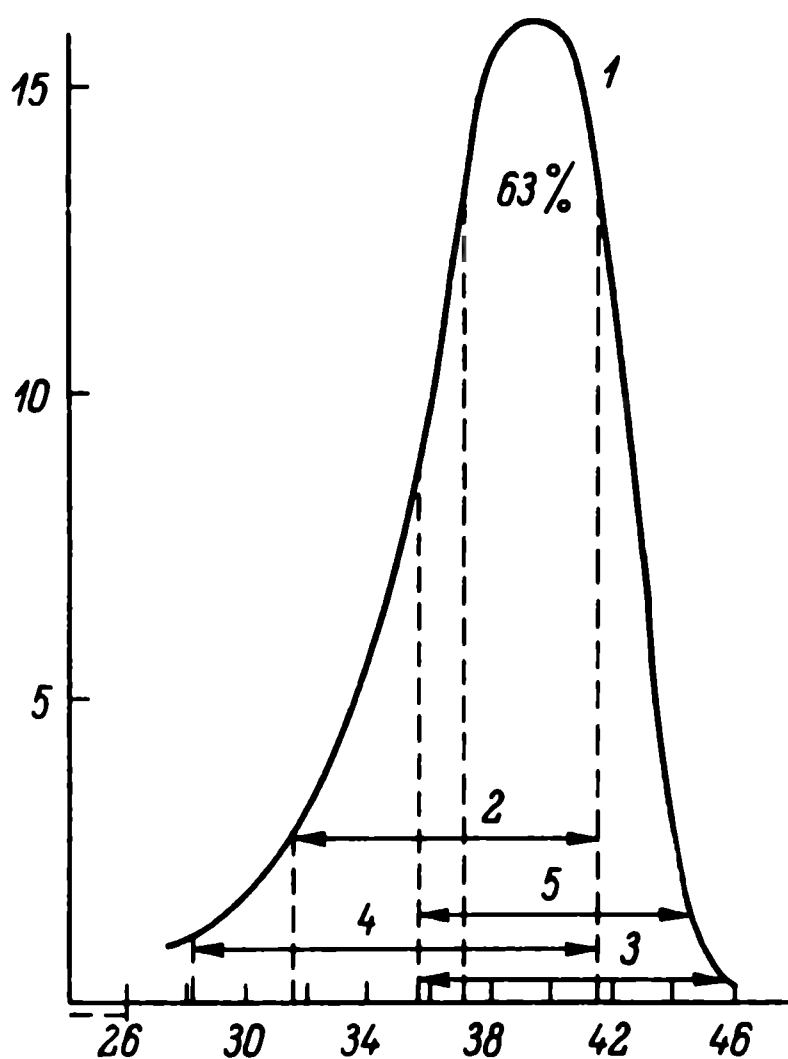
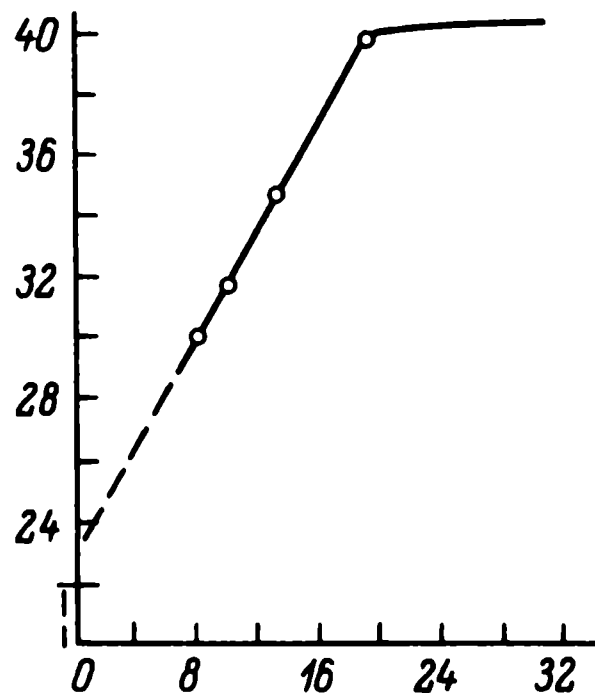


Рис. 5. Верхние летальные температуры у гидробионтов из водоемов Белорусского Полесья.

1 — общая кривая (95 видов); 2 — ракообразные; 3 — моллюски; 4 — рыбы; 5 — водные жуки и полужесткокрылые. На оси абсцисс — верхняя летальная температура, °С; на оси ординат — число видов.

до достижения температуры размножения этих креветок (20—22 °С). При более высоких температурах верхняя летальная температура незначительно колеблется вокруг средней — 39—40 °С (рис. 4).

На рис. 5 приведена кривая распределения числа видов гидробионтов из водоемов Белорусского Полесья, имеющих различные верхние летальные температуры. Из 95 исследованных нами видов 60 (63 %) имели верхние летальные температуры в пределах 37—41 °С, что вполне соответствует рис. 2. Этот температурный

диапазон характерен для представителей всех исследованных таксонов. В целом для ракообразных (13 видов) верхняя летальная температура оказалась в пределах 32—42 °С, для моллюсков (9 видов) 37—46 °С, пиявок (4) 35—38 °С, личинок стрекоз (4) 36—45 °С, водных жуков и полужесткокрылых (34) 36—44 °С, рыб (19) 28—42 °С.

Однако верхняя летальная температура указывает лишь на потенциальные возможности видов, в то время как температурная зона существования животных, как правило, ниже ее на 3—5 и более градусов. Возможность некоторых гидробионтов временно существовать при температурах выше 40 °С позволяет им осваивать те области, которые недоступны большинству других видов. Например, такое явление отмечено нами для основного обитателя геотермальных источников Камчатки (Ходутка) брюхоногого моллюска *Lymnaea hodutkae*. Эти моллюски благодаря способности в течение непродолжительного времени выдерживать температуру около 43 °С заходят в зоны, трофически более обеспеченные, в данном случае в зоны с эффективно продуцирующим бактериально-водорослевым матом, для которого оптимальная температура развития близка к 50 °С.

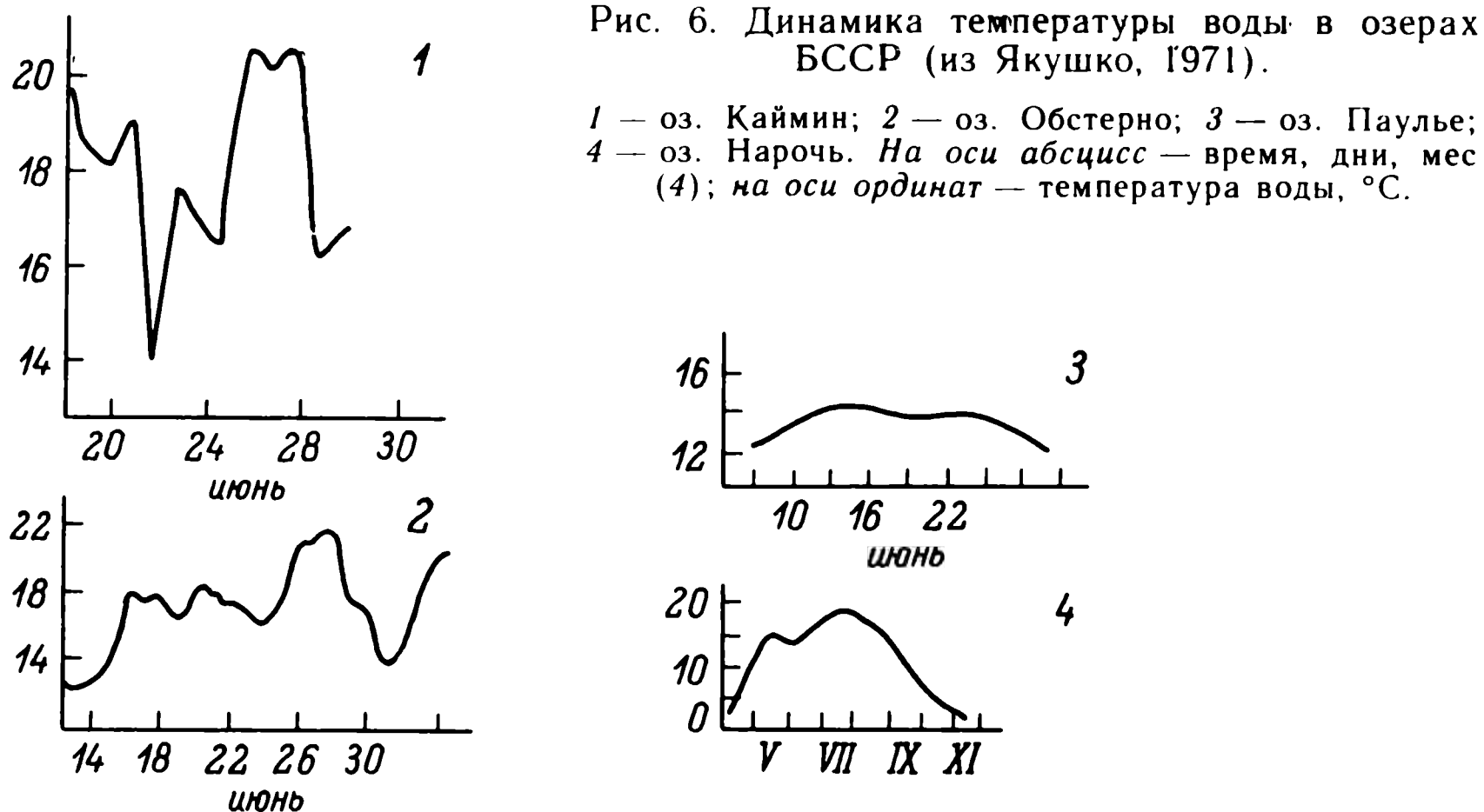
Таким образом, на температурной шкале (рис. 2, ось абсцисс) различаются три диапазона температур: от 0 (—2 °С) до 14 °С — температуры, в пределах которых существуют и размножаются гидробионты в полярных областях; 0—38 °С — температурные пределы выживаемости большинства водных животных, обитающих в умеренных широтах; 14—38 °С — температурный диапазон существования наибольшего числа водных обитателей тропиков. Всем отмеченным зонам присущи свои фотопериоды, характерные для данной географической широты.

Полученные результаты позволяют сделать предположение, что существование гидробионтов при высоких температурах воды, в частности выше 38—40 °С, более успешно будет осуществляться при коротком дне — менее 6 ч или даже в темноте.

Следует отметить, что, как правило, нагрев воды выше 50—60 °С связан в основном не с поступлением солнечной энергии, а с термикой Земли, чем, по-видимому, обусловлено нарушение взаимосвязи между светом и температурой (рис. 2, ось абсцисс) в этой области.

Анализируя рис. 2, находим также, что проекция точки *D*, которая характеризует максимальную продолжительность дня в умеренных широтах (22 июня), приходится на температурной шкале (ось абсцисс) на 14 °С. В этот же период года наблюдается максимальное поступление солнечной радиации на поверхность Земли в северном полушарии (рис. 1). Интересно, что именно в этот период температура воды в водоемах максимально приближается к 14 °С, несмотря на то что перед этим она может быть значительно выше. Такое явление наблюдается и для естественных озер (рис. 6), и для водоема-охладителя Березовской ГРЭС (БССР) (рис. 7), в котором общий ход изменения температурной

Рис. 6. Динамика температуры воды в озерах БССР (из Якушко, 1971).



кривой с учетом подогрева за счет сброса теплых вод имеет тот же характер.

На рис. 2 прямые  $DF$  и  $EG$  пересекаются в точке  $H$ , проекция которой на ось абсцисс приходится на  $4^\circ\text{C}$  (максимальная плотность воды). На наш взгляд, заслуживает также внимания температура воды на экваторе —  $26^\circ\text{C}$ . Эта температура является средней на температурной шкале существования гидробионтов в тропи-

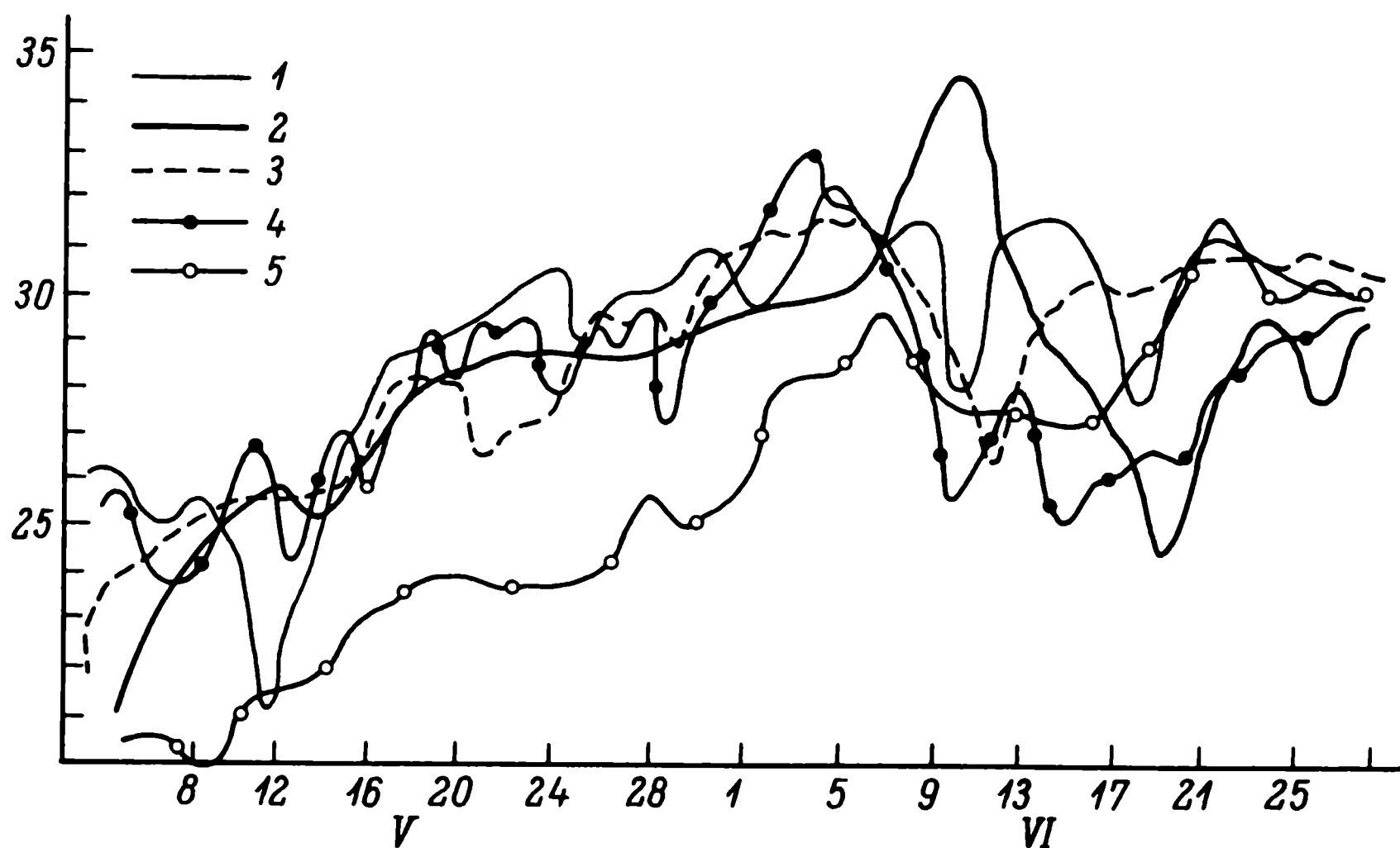


Рис. 7 Температурный режим сбросного канала ГРЭС (БССР).

1980 г. (1), 1981 г. (2), 1982 г. (3), 1983 г. (4), 1984 г. (5) На оси абсцисс — время, дни, мес; на оси ординат — температура, °С.

ческой области (14—38 °C). То же самое можно сказать и об умеренной зоне. Здесь 19 °C — среднемаксимальная температура воды в естественных озерах летом, она же средняя на температурной шкале существования гидробионтов в умеренных широтах (0—38 °C). Например, в оз. Нарочь (БССР) такая температура отмечена в конце июля—начале августа (Якушко, 1971).

Итак, можно сказать, что взаимосвязь наиболее важных абиотических факторов — температуры и солнечной энергии — при сочетании с трофическим фактором определяет светотемпературные пределы существования гидробионтов. Выявление этих связей создает необходимую основу для оценки адаптивных свойств организмов в границах действия факторов среды, обусловленных географической широтой обитания животных. Это также позволяет более точно определить экологические границы обитания гидробионтов и прогнозировать возможность их выживания в экстремальных условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- Березина Н. А. Гидробиология. М., 1973. 496 с.  
Гигиняк Ю. Г. Взаимосвязь светового и температурного воздействия на гидробионтов // Докл. АН БССР. 1984. Т. 28, № 5. С. 472—474.  
Дитрих Г., Калле К. Общее мореведение. Л., 1961. 461 с.  
Жуков Л. А. Общая океанология. Л., 1967. 376 с.  
Зернов С. А. Общая гидробиология. М., 1949. 588 с.  
Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1979. 480 с.  
Степанов В. Н. Мировой океан. М., 1974. 256 с.  
Якушко О. Ф. Белорусское поозерье. Минск, 1971. 336 с.
- Farmanfarmanian A. Integration of thermal and food processing residuals into a system for commercial culture of fresh shrimp // Rep. Nat. Sci. Found. Progr Res., Applied to Nat. Needs, on grant NSF/R ANN GI-43925. 1975. 25 p.  
Silverthorn S. U., Reese A. M. Gold tolerance at three salinities in post-larval prawns, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // Aquaculture, 1978. Vol. 15, N 3. P. 249—255.  
Uno Yutaka, Bejie Andrew B., Igarashi Yasumara. Effects of temperature on the activity of *Macrobrachium rosenbergii* // Ymi Mar 1975. Vol. 13, N 3. P. 150—154.

# ВЕЛИЧИНЫ ИНДЕКСА СТОКНЕРА ДЛЯ СОВРЕМЕННОЙ ПЛАНКТОННОЙ И ИСКОПАЕМОЙ ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ ОЗЕР РАЗНОГО ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА И ИХ ПРИГОДНОСТЬ В КАЧЕСТВЕ ИНДИКАТОРОВ ЭВТРОФИРОВАНИЯ ВОДОЕМОВ

*Т. М. Михеева*

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

Для установления антропогенного влияния на водоемы в далеком и недавнем историческом прошлом в палеоолиминологической литературе начиная с 1971 г. стал широко использоваться так называемый индекс Стокнера ( $A/C$ ), представляющий собой отношение общей численности створок бесшовных пеннантных диатомовых (*Agarhidineae*) к численности центрических (*Centrales*) водорослей. Этот индекс был предложен Стокнером (Stockner, 1971, 1972, 1975) в результате диатомового анализа донных отложений в 14 озерах экспериментальной озерной области Канады. Стокнер показал, что в озерах, перешедших в эвтрофное состояние, увеличилось количество бесшовных пеннантных диатомовых водорослей, центрических — уменьшилось, соответственно увеличился индекс  $A/C$ . Физиологические механизмы такой разной реакции указанных водорослей пока неизвестны. Высказано предположение (Stockner, Benson, 1967), что *Agarhidineae*, возможно, по сравнению с *Centrales* лучше абсорбируют и утилизируют биогенные элементы и (или) более устойчивы к аллелопатическим веществам, выделяемым синезелеными водорослями, которые более многочисленны в эвтрофных водах (Keating, 1977). Стокнер предложил следующую градацию трофности озер по индексу  $A/C$ : олиготрофные от 0.0 до 1.0; мезотрофные от 1.0 до 2.0; эвтрофные  $>2.0$ .

Иногда индекс  $A/C$  выражают в процентах (Давыдова, Трифонова, 1979; Давыдова и др., 1981; Трифонова, Давыдова, 1981) или рассчитывают по соотношению количества видов (Якушко и др., 1983). В последнем случае индекс приобретает иное содержание, отличное от того, что вкладывает в него Стокнер, и, имея, возможно, самостоятельное значение, не может называться «индексом Стокнера», так как представляет его модификацию.

Наряду с широким распространением индекса  $A/C$  и утверждениями о его якобы хорошем индикаторном значении для выявления процесса эвтрофирования накапливаются сведения, что он не универсален. Так, для многих озер в штате Миннесота (США) было установлено, что с увеличением их эвтрофирования доля некоторых центрических диатомей (*Stephanodiscus hantzschii*)

возрастает больше, чем бесшовных пеннантных (*Fragilaria crotonensis*) (Bradbury, Megard, 1972; Bradbury, Waddington, 1973; Bradbury, 1975). Это было отмечено для шотландского оз. Лох-Левен (Haworth, 1972). Мы также приводили свидетельства того, что индекс Стокнера не отражает реального хода процесса эвтрофирования водоемов (Михеева, 1985).

Первая серьезная попытка оценить пригодность индекса  $A/C$  как индикатора трофического статуса водоемов была предпринята Брагэмом (Brugam, 1979; Brugam, Peterson, 1983) на основании диатомового анализа колонок донных отложений из 80 озер Миннесоты, которые различались по химическим показателям и степени антропогенного воздействия. Автор впервые сообщил о высоких индексах  $A/C$  (до 46.0) в более древних отложениях (pre-settlement sediments) некоторых озер по сравнению с современными (post-settlement sediments) наряду с обычно отмечаемыми в других озерах величинами индекса ( $<1.0$ ) и общей тенденцией их возрастания для современных осадков. В большинстве случаев увеличение индекса  $A/C$  было связано с увеличением численности *F. crotonensis*. Другие представители бесшовных водорослей не проявили такой тенденции. С ростом эвтрофирования параллельно с увеличением количества *F. crotonensis* возрастала численность *S. hantzschii*, что, по мнению автора, для озер Миннесоты имеет большее индикаторное значение, чем индекс  $A/C$ . С целью проверки пригодности индекса  $A/C$  Брагэм соотнес его (для верхнего слоя 5 см — отложения 5—10 лет) с таким общепринятым показателем эвтрофирования водоемов, как содержание  $P_{\text{общ}}$  в воде. Оказалось, что величина индекса  $A/C$  редко превышала 1.0 даже в тех случаях, когда уровень  $P_{\text{общ}}$  превышал 100 мкг/л. Связь между этими показателями отсутствовала ( $r=0.04$  при  $p>0.05$ ). Доля *S. hantzschii* в сообществе донных диатомовых была связана с  $P_{\text{общ}}$  ( $r=0.42$  при  $p<0.01$ ). При концентрации фосфора  $<15$  мкг/л эти водоросли в седиментах не отмечались. При увеличении концентрации более 15 мкг/л возрастала численность *S. hantzschii*.

Можно подойти к проверке индекса Стокнера с другой стороны, сопоставив его с величинами прозрачности воды. В том случае, если  $A/C$  — хороший индикатор трофности, нужно ожидать его увеличения в малопрозрачных озерах. Сравнив эти два показателя, Брагэм получил хотя слабую, но положительную связь между ними ( $r=0.24$  при  $p<0.05$ ). В то же время количество *S. hantzschii* было связано обратной связью с прозрачностью воды ( $r=-0.35$ ;  $p<0.01$ ). На основании таких результатов Брагэм сделал вывод о малой чувствительности и непригодности индекса Стокнера для озер Миннесоты. В качестве рабочей гипотезы он высказал предположение, что, возможно, возрастание индекса  $A/C$  с эвтрофированием имеет место в озерах с низкой щелочностью ( $<1.5$  (мг · экв.)/л). К таким относятся озера экспериментальной озерной области Канады, обследованные Стокнером; в них численность не превышала 0.04—0.33 млн. экз./л.



Почти повсеместно отмечается увеличение индекса  $A/C$  в верхних слоях седиментов при эвтрофировании водоемов. Однако такое явление может быть связано не с эвтрофированием, а с постепенным растворением и разрушением в более древних отложениях нежных и менее окремнелых створок бесшовных пеннантных диатомей. Известно, что растворение тонкопанцирных планктонных диатомей происходит уже в водной толще (Давыдова, Трифонова, 1979; Давыдова, 1984, и др.). По мнению указанных авторов, это делает невозможным использование индекса Стокнера. Предостерегает от прямого использования индекса  $A/C$  как показателя трофических условий Ветцель (Wetzel, 1983).

Изменения в сообществе ископаемых диатомовых водорослей, как справедливо считает Брагэм (Brugam, 1978, 1979), нужно соотносить с сообществом диатомей водной толщи. Такие сопоставления отсутствуют в литературе или имеют сугубо описательный характер.

В озерах БССР разного трофического уровня — Нарочь, Баторино, Мястро — мы проанализировали уровень численности бесшовных пеннантных ( $N_A$ ) и центрических ( $N_C$ ) диатомей и их соотношение ( $A/C$ ) на протяжении 28 вегетационных сезонов в период с 1956 по 1983 г. (табл. 1). В тех случаях, когда располагали круглогодичными наблюдениями, — за полные годовые циклы (табл. 2).

При исследовании направленности процессов или выявлении антропогенных изменений в экосистемах правильные выводы возможны только в результате анализа длительных рядов наблюдений. Каждому процессу в экосистеме свойственны: 1) многолетняя цикличность со сложным спектром периодов; в результате многолетние изменения в одном из полуциклов могут быть интерпретированы как направленные антропогенные изменения; 2) межгодовые и внутримесячные изменения; 3) ярко выраженная годовая цикличность, в результате чего единичные измерения становятся несравнимыми, если они не относятся к одной фазе годового цикла. Поэтому сравнение разовых наблюдений лучше проводить по данным зимнего и летнего сезонов, когда изменения в годовом цикле наименьшие. Нежелательно сравнивать весенние данные, так как в это время происходит быстрая перестройка всей экосистемы и наибольшим образом изменяются фенологические даты (Коплан-Дикс, 1980).

Приведенные в табл. 1 и 2 итоговые результаты были получены на основании средних за месяц величин для каждого года и их попарного сопоставления. Можно видеть, что численность бесшовных пеннантных и центрических диатомей варьировала в разные годы очень сильно и незакономерно даже в пределах одного озера. Численность первых изменялась от 15.7 (в оз. Мястро) до 40.9 раз (в оз. Нарочь), вторых — от 4.8 (в оз. Мястро) до 17.2 раз (в оз. Баторино). В среднем для всех лет исследования различия численности  $N_A$  и  $N_C$  в озерах Баторино и Нарочь составляли соответственно 5.4 и 4.2 раза. Аналогичным образом

изменялись и величины индекса  $A/C$ . Его значения различались в оз. Нарочь в разные вегетационные сезоны в 47.4, в оз. Мястро в 4.9, в оз. Баторино в 21 раз. Аналогичная ситуация наблюдается и при сравнении средних за полные годовые циклы (табл. 2).

Внутригодовой и даже внутримесячный размах величин рассматриваемых показателей не менее значителен, чем межсезонные и межгодовые вариации (табл. 2).

Вместе с тем годовая динамика численности  $N_A$  и  $N_C$ , рассчитанная как средняя из многолетних наблюдений, показала, что с возрастанием трофности озер увеличивалась численность бесшовных пеннантных и центрических диатомей (табл. 3). Характер

Т а б л и ц а 1

Средняя за вегетационный сезон (V—X) численность (тыс. кл./л) представителей *Agarhidineae* ( $N_A$ , над чертой) и *Centrales* ( $N_C$ , под чертой) и индекс Стокнера ( $A/C$ ) в озерах Нарочь, Мястро и Баторино в разные годы

| Год                   | $N_A/N_C$      | $\sigma$       | CV, %        | $S_{\bar{x}}$ | $A/C$ | $\sigma$ | CV, % | $S_x$ |
|-----------------------|----------------|----------------|--------------|---------------|-------|----------|-------|-------|
| О з е р о Н а р о ч ь |                |                |              |               |       |          |       |       |
| 1956                  | 21.1           | 20.1           | 95.2         | 8.2           | 0.77  | 0.94     | 122.3 | 0.39  |
|                       | 90.9           | 136.2          | 149.8        | 55.6          |       |          |       |       |
| 1968                  | 205.9          | 199.8          | 97.0         | 81.5          | 0.21  | 0.15     | 71.6  | 0.06  |
|                       | 926.7          | 476.2          | 51.4         | 194.4         |       |          |       |       |
| 1971                  | 168.7          | 126.0          | 74.7         | 51.4          | 0.63  | 0.32     | 50.9  | 0.13  |
|                       | 222.1          | 97.7           | 44.0         | 39.9          |       |          |       |       |
| 1976                  | 120.1          | 66.2           | 55.1         | 27.0          | 0.61  | 0.91     | 149.5 | 0.37  |
|                       | 800.7          | 1368.6         | 170.9        | 558.7         |       |          |       |       |
| 1977                  | 480.2          | 487.4          | 101.5        | 199.0         | 1.55  | 1.37     | 88.0  | 0.56  |
|                       | 370.3          | 355.0          | 95.9         | 144.9         |       |          |       |       |
| 1978                  | 203.1          | 134.3          | 66.1         | 54.8          | 0.98  | 0.91     | 93.3  | 0.37  |
|                       | 319.0          | 198.5          | 62.2         | 81.0          |       |          |       |       |
| 1979                  | 338.8          | 549.1          | 162.1        | 224.2         | 2.51  | 2.29     | 91.2  | 0.93  |
|                       | 124.0          | 83.4           | 67.3         | 34.1          |       |          |       |       |
| 1980                  | 466.8          | 855.5          | 183.3        | 349.3         | 1.27  | 2.66     | 208.4 | 1.08  |
|                       | 789.7          | 641.1          | 81.2         | 261.7         |       |          |       |       |
| 1981                  | 864.0          | 1224.3         | 141.7        | 499.8         | 9.95  | 22.9     | 230.2 | 9.40  |
|                       | 487.0          | 519.7          | 106.7        | 212.1         |       |          |       |       |
| 1982                  | 260.7          | 172.2          | 66.1         | 70.3          | 0.76  | 0.72     | 93.8  | 0.29  |
|                       | 695.3          | 572.9          | 82.4         | 233.9         |       |          |       |       |
| 1983                  | 410.7          | 330.4          | 80.4         | 134.9         | 1.15  | 0.82     | 71.6  | 0.33  |
|                       | 609.4          | 555.1          | 91.1         | 226.6         |       |          |       |       |
| Среднее для всех лет  | 321.8<br>494.1 | 231.1<br>290.1 | 71.8<br>58.1 | 69.7<br>87.5  | 1.85  | 2.75     | 148.5 | 0.83  |

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

| Год                       | $N_A/N_C$               | $\sigma$                | $CV, \%$             | $S_{\bar{x}}$          | $A/C$ | $\sigma$ | $CV, \%$ | $S_{\bar{x}}$ |
|---------------------------|-------------------------|-------------------------|----------------------|------------------------|-------|----------|----------|---------------|
| О з е р о М я с т р о     |                         |                         |                      |                        |       |          |          |               |
| 1956                      | $\frac{98.5}{422.7}$    | $\frac{78.3}{219.5}$    | $\frac{79.5}{51.9}$  | $\frac{32.0}{89.6}$    | 0.27  | 0.17     | 64.9     | 0.07          |
| 1968                      | $\frac{569.2}{641.4}$   | $\frac{232.6}{302.1}$   | $\frac{40.9}{47.1}$  | $\frac{95.0}{123.3}$   | 1.20  | 1.15     | 96.1     | 0.47          |
| 1970                      | $\frac{432.8}{2013.8}$  | $\frac{292.4}{1932.6}$  | $\frac{67.6}{96.0}$  | $\frac{119.4}{789.0}$  | 0.35  | 0.41     | 117.8    | 0.17          |
| 1980                      | $\frac{1546.9}{2028.4}$ | $\frac{1101.2}{1071.5}$ | $\frac{71.2}{52.8}$  | $\frac{449.6}{437.4}$  | 1.01  | 0.73     | 72.8     | 0.30          |
| 1981                      | $\frac{726.6}{980.3}$   | $\frac{486.1}{877.1}$   | $\frac{66.9}{89.5}$  | $\frac{198.5}{358.1}$  | 0.72  | 0.28     | 39.8     | 0.12          |
| 1982                      | $\frac{529.5}{1137.6}$  | $\frac{273.2}{475.0}$   | $\frac{51.6}{41.8}$  | $\frac{111.5}{193.9}$  | 0.50  | 0.26     | 53.3     | 0.11          |
| 1983                      | $\frac{1427.9}{779.9}$  | $\frac{2344.8}{722.0}$  | $\frac{164.1}{92.6}$ | $\frac{956.8}{294.8}$  | 1.32  | 0.90     | 68.4     | 0.37          |
| Среднее для всех лет      | $\frac{761.6}{1143.4}$  | $\frac{532.4}{641.7}$   | $\frac{69.9}{56.1}$  | $\frac{201.2}{242.6}$  | 0.77  | 0.42     | 54.4     | 0.16          |
| О з е р о Б а т о р и н о |                         |                         |                      |                        |       |          |          |               |
| 1956                      | $\frac{315.7}{198.2}$   | $\frac{180.1}{85.8}$    | $\frac{57.1}{43.3}$  | $\frac{73.5}{35.1}$    | 1.59  | 0.58     | 36.3     | 0.24          |
| 1968                      | $\frac{1348.0}{3406.4}$ | $\frac{960.2}{1830.4}$  | $\frac{71.2}{53.7}$  | $\frac{392.0}{747.2}$  | 0.59  | 0.30     | 51.3     | 0.12          |
| 1979                      | $\frac{1947.0}{2961.6}$ | $\frac{1732.9}{2097.5}$ | $\frac{89.0}{70.8}$  | $\frac{707.5}{856.3}$  | 0.64  | 0.51     | 81.0     | 0.21          |
| 1981                      | $\frac{2528.2}{2974.2}$ | $\frac{2043.8}{2506.9}$ | $\frac{80.8}{84.3}$  | $\frac{834.4}{1023.4}$ | 1.08  | 0.64     | 59.6     | 0.26          |
| 1982                      | $\frac{5232.0}{1201.0}$ | $\frac{10363.4}{815.6}$ | $\frac{198.1}{67.9}$ | $\frac{4230.8}{333.0}$ | 12.40 | 27.80    | 225.0    | 11.40         |
| 1983                      | $\frac{1096.9}{1716.8}$ | $\frac{142.6}{1942.3}$  | $\frac{13.0}{113.1}$ | $\frac{58.2}{792.9}$   | 2.13  | 2.23     | 104.6    | 9.10          |
| Среднее для всех лет      | $\frac{1744.5}{2076.4}$ | $\frac{1805.6}{1247.5}$ | $\frac{103.5}{60.1}$ | $\frac{737.1}{509.3}$  | 3.07  | 4.61     | 150.0    | 1.88          |

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее  $\sigma$  — среднее квадратичное отклонение;  $S_{\bar{x}}$  — дисперсия;  $CV$  — коэффициент вариации.

Т а б л и ц а 2

Средняя за год численность, тыс. кл./л, Agaphidineae ( $N_A$ , над чертой) и Centrales ( $N_C$ , под чертой) и индекс Стокнера ( $A/C$ ) в озерах Нарочь, Мясстро и Баторино в разные годы

| Год                       | $N_A/N_C$               | $\sigma$                | $CV, \%$              | $S_{\bar{x}}$          | $A/C$ | $\sigma$ | $CV, \%$ | $S_{\bar{x}}$ |
|---------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------|-------|----------|----------|---------------|
| О з е р о Н а р о ч ь     |                         |                         |                       |                        |       |          |          |               |
| 1968                      | $\frac{265.1}{639.8}$   | $\frac{278.6}{514.1}$   | $\frac{105.1}{80.4}$  | $\frac{80.4}{148.2}$   | 1.11  | 1.41     | 127.2    | 0.41          |
| 1976                      | $\frac{163.6}{420.3}$   | $\frac{202.4}{1004.9}$  | $\frac{123.7}{239.1}$ | $\frac{58.4}{290.1}$   | 2.83  | 4.52     | 159.7    | 1.31          |
| 1977                      | $\frac{405.0}{231.3}$   | $\frac{389.7}{281.8}$   | $\frac{96.2}{121.8}$  | $\frac{112.5}{81.3}$   | 2.73  | 2.32     | 85.1     | 0.67          |
| 1978                      | $\frac{160.8}{202.2}$   | $\frac{148.0}{193.0}$   | $\frac{92.1}{95.5}$   | $\frac{42.7}{55.7}$    | 0.90  | 0.78     | 86.8     | 0.23          |
| 1980                      | $\frac{413.6}{453.7}$   | $\frac{672.9}{569.8}$   | $\frac{162.7}{125.6}$ | $\frac{194.2}{164.5}$  | 2.22  | 3.50     | 157.4    | 1.01          |
| 1981                      | $\frac{445.6}{368.5}$   | $\frac{934.4}{417.7}$   | $\frac{209.7}{113.3}$ | $\frac{269.7}{120.6}$  | 5.49  | 17.0     | 309.6    | 5.10          |
| 1982                      | $\frac{315.7}{497.0}$   | $\frac{321.7}{508.9}$   | $\frac{101.9}{102.4}$ | $\frac{92.9}{146.9}$   | 1.33  | 1.61     | 121.0    | 0.46          |
| 1983                      | $\frac{402.2}{542.8}$   | $\frac{328.4}{513.2}$   | $\frac{81.6}{94.6}$   | $\frac{94.8}{148.2}$   | 1.19  | 0.91     | 76.6     | 0.26          |
| Среднее для всех лет      | $\frac{321.5}{419.5}$   | $\frac{114.2}{149.4}$   | $\frac{35.5}{35.6}$   | $\frac{40.4}{52.5}$    | 2.22  | 1.52     | 68.3     | 0.54          |
| О з е р о М я с т р о     |                         |                         |                       |                        |       |          |          |               |
| 1980                      | $\frac{964.0}{1225.7}$  | $\frac{1014.2}{1174.6}$ | $\frac{105.2}{95.8}$  | $\frac{292.8}{339.1}$  | 1.02  | 1.12     | 110.4    | 0.32          |
| 1981                      | $\frac{474.7}{645.7}$   | $\frac{455.3}{707.3}$   | $\frac{95.9}{109.5}$  | $\frac{131.4}{204.2}$  | 0.88  | 0.70     | 79.9     | 0.20          |
| 1982                      | $\frac{382.7}{1201.7}$  | $\frac{279.1}{1838.9}$  | $\frac{72.9}{153.0}$  | $\frac{80.6}{530.9}$   | 0.90  | 1.05     | 117.3    | 0.30          |
| 1983                      | $\frac{1303.7}{4330.9}$ | $\frac{1628.4}{7528.3}$ | $\frac{124.9}{173.8}$ | $\frac{470.1}{2173.2}$ | 1.31  | 1.25     | 95.3     | 0.36          |
| Среднее для всех лет      | $\frac{781.3}{1851.0}$  | $\frac{431.7}{1674.8}$  | $\frac{55.3}{90.5}$   | $\frac{215.9}{837.4}$  | 1.03  | 0.20     | 19.3     | 0.10          |
| О з е р о Б а т о р и н о |                         |                         |                       |                        |       |          |          |               |
| 1982                      | $\frac{3259.0}{727.9}$  | $\frac{7349.5}{784.0}$  | $\frac{225.5}{107.7}$ | $\frac{2121.6}{226.3}$ | 10.70 | 21.80    | 203.4    | 6.60          |
| 1983                      | $\frac{2230.9}{1241.8}$ | $\frac{2679.8}{1606.1}$ | $\frac{120.1}{129.3}$ | $\frac{773.1}{463.6}$  | 21.00 | 39.90    | 189.9    | 11.50         |
| Среднее для всех лет      | $\frac{2745.0}{984.9}$  | —                       | —                     | —                      | 15.90 | —        | —        | —             |

Т а б л и ц а 3

Среднемноголетние месячные (I—XII) величины численности бесшовных пеннантных ( $N_A$ ) и центрических ( $N_C$ ) диатомей и индекса  $A/C$  в озерах Нарочь, Мястро и Баторино

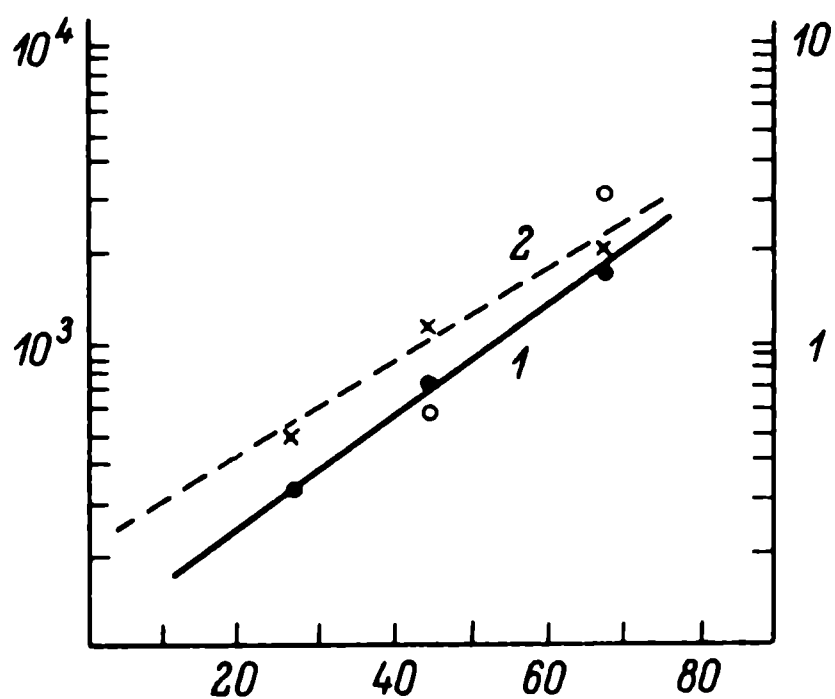
| Параметры        | I               | II              | III            | IV              | V               | VI              |
|------------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Озеро Нарочь     |                 |                 |                |                 |                 |                 |
| $N_A \pm \sigma$ | 209.4 ± 300.1   | 57.4 ± 99.0     | 34.1 ± 57.8    | 167.8 ± 217.9   | 297.0 ± 210.6   | 75.2 ± 87.1     |
| $N_C \pm \sigma$ | 282.4 ± 520.9   | 89.0 ± 203.0    | 23.1 ± 29.0    | 254.0 ± 331.8   | 695.6 ± 1020.0  | 338.8 ± 273.9   |
| $A/C \pm \sigma$ | 2.49 ± 3.65     | 1.05 ± 1.80     | 0.84 ± 0.92    | 1.26 ± 1.82     | 1.40 ± 1.19     | 0.30 ± 0.35     |
| $n$              | 11              | 12              | 10             | 10              | 11              | 15              |
| Озеро Мястро     |                 |                 |                |                 |                 |                 |
| $N_A \pm \sigma$ | 488.1 ± 462.7   | 210.1 ± 361.1   | 54.0 ± 113.1   | 399.8 ± 675.0   | 1565.0 ± 1870.3 | 586.8 ± 524.7   |
| $N_C \pm \sigma$ | 4081.0 ± 9678.1 | 2048.7 ± 5467.0 | 696.1 ± 1864.6 | 674.0 ± 931.9   | 1855.3 ± 1660.8 | 1552.6 ± 1776.5 |
| $A/C \pm \sigma$ | 1.87 ± 1.62     | 1.09 ± 1.93     | 0.68 ± 1.16    | 0.78 ± 0.94     | 1.18 ± 1.13     | 1.26 ± 2.74     |
| $n$              | 6               | 8               | 8              | 7               | 10              | 15              |
| Озеро Баторино   |                 |                 |                |                 |                 |                 |
| $N_A \pm \sigma$ | 228.5 ± 497.0   | 566.1 ± 1426.8  | 340.1 ± 731.5  | 2406.8 ± 3517.4 | 1968.6 ± 1610.2 | 4259.9 ± 6828.4 |
| $N_C \pm \sigma$ | 17.2 ± 269.5    | 63.0 ± 130.5    | 81.2 ± 154.5   | 818.7 ± 726.1   | 1794.0 ± 1460.3 | 2359.3 ± 2513.3 |
| $A/C \pm \sigma$ | 4.49 ± 9.75     | 22.8 ± 55.3     | 12.3 ± 25.3    | 14.2 ± 19.8     | 1.37 ± 0.87     | 7.35 ± 18.79    |
| $n$              | 8               | 7               | 6              | 8               | 9               | 13              |

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

| Параметры        | VII             | VIII           | IX              | X               | XI              | XII           |
|------------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|
| Озеро Нарочь     |                 |                |                 |                 |                 |               |
| $N_A \pm \sigma$ | 269.9 ± 797.8   | 221.8 ± 285.0  | 407.1 ± 467.5   | 414.6 ± 608.7   | 572.5 ± 451.0   | 550.0 ± 318.6 |
| $N_C \pm \sigma$ | 161.6 ± 118.2   | 407.0 ± 502.5  | 775.3 ± 602.5   | 345.9 ± 315.9   | 350.3 ± 297.3   | 310.2 ± 364.7 |
| $A/C \pm \sigma$ | 4.00 ± 14.10    | 1.03 ± 1.04    | 0.86 ± 1.41     | 1.64 ± 2.03     | 2.99 ± 2.56     | 4.29 ± 5.50   |
| $n$              | 16              | 16             | 14              | 11              | 9               | 4             |
| Озеро Мястро     |                 |                |                 |                 |                 |               |
| $N_A \pm \sigma$ | 1653.4 ± 3402.0 | 241.2 ± 199.4  | 402.4 ± 271.0   | 721.0 ± 675.5   | 853.8 ± 609.4   | 965.5         |
| $N_C \pm \sigma$ | 714.4 ± 461.2   | 624.2 ± 542.3  | 1090.8 ± 916.5  | 1016.1 ± 996.1  | 631.8 ± 458.2   | 958.8         |
| $A/C \pm \sigma$ | 7.14 ± 20.5     | 0.59 ± 0.52    | 0.60 ± 0.67     | 1.75 ± 2.21     | 3.08 ± 3.70     | 1.91          |
| $n$              | 17              | 15             | 9               | 7               | 6               | 2             |
| Озеро Баторино   |                 |                |                 |                 |                 |               |
| $N_A \pm \sigma$ | 2364.1 ± 1413.3 | 1039.6 ± 822.7 | 1052.5 ± 599.4  | 1259.5 ± 1275.7 | 6568.4 ± 4129.6 | 1584.7        |
| $N_C \pm \sigma$ | 2317.2 ± 1845.9 | 1324.1 ± 899.1 | 2345.2 ± 1642.4 | 2154.8 ± 1682.8 | 1529.6 ± 458.3  | 546.6         |
| $A/C \pm \sigma$ | 1.45 ± 0.87     | 1.15 ± 1.25    | 0.82 ± 0.56     | 1.11 ± 0.98     | 4.04 ± 1.59     | 3.29          |
| $n$              | 15              | 13             | 8               | 8               | 4               | 2             |

Примечание.  $n$  — число лет наблюдений.





Связь средней за вегетационный сезон численности бесшовных пеннантных (1), центрических диатомей (2) и индекса Стокнера (светлый кружок) со средним за вегетационный сезон содержанием общего фосфора в озерах Нарочь, Мястро, Баторино.

На оси абсцисс — содержание общего фосфора, мкг/л; на оси ординат: слева — численность водорослей, тыс. кл./л, справа — индекс Стокнера.

их динамики оказался очень сходным в озерах разного трофического типа и в целом для годовой динамики диатомовых водорослей водоемов умеренных широт. Изменения величин индекса  $A/C$  в озерах Нарочь и Мястро в течение года и во второй половине в оз. Баторино имели такую же направленность. В первой половине года индексы  $A/C$  в оз. Баторино были очень высоки. За счет этого среднегодовые значения индекса оказались много выше, чем средние за вегетационный сезон (табл. 1, 2). Среди трех исследованных озер самые низкие величины  $A/C$  оказались не в наименее трофном оз. Нарочь, а в промежуточном по типу оз. Мястро.

Сопоставив величины индекса  $A/C$  для планктонных сообществ с общим содержанием фосфора в воде озер Нарочь, Мястро и Баторино, нам не удалось, так же как и Брагэму для донных осадков, получить какую-либо зависимость между  $A/C$  и  $P_{\text{общ}}$ . В то же время очень хорошая связь прослеживалась между средней за сезон численностью бесшовных пеннантных и центрических диатомей и средним за это же время содержанием  $P_{\text{общ}}$  (см. рисунок),<sup>1</sup> которая может быть описана уравнениями

$$\lg N_A = 2.05 + 0.017 P_{\text{общ}} (r = 0.995),$$

$$\lg N_C = 2.33 + 0.015 P_{\text{общ}} (r = 0.983).$$

Возрастание численности обеих групп водорослей по мере увеличения  $P_{\text{общ}}$  и соответственно трофности водоемов следует рассматривать как естественное явление, свойственное также другим группам фитопланктонного сообщества (Михеева, 1985). Обильное развитие синезеленых водорослей, характерное для оз. Баторино, не было препятствием для увеличения вместе с пеннантными численности центрических диатомовых водорослей. Отметим, что по щелочности воды рассматриваемые озера, по данным А. П. Остапени (1985), практически не различаются. Значения щелочности в них находились в пределах от 2.13 до 2.95 (мг · экв.)/л (130—180 мг  $\text{HCO}_3$ /л). На наш взгляд, однако, отмеченные для озер

Сравнение соотношения численности створок бесшовных пеннантных ( $N_A$ ) и центрических ( $N_C$ ) диатомовых водорослей в донных отложениях, млн. кл./см<sup>3</sup>, и в планктоне, млн. кл./л, в оз. Нарочь, величины индекса Стокнера ( $A/C$ ), рассчитанные для зимы (февраль, 1981 г.) и лета (август 1983 г.) на станциях Буй-I (глубина 16 м) и Буй-III (глубина 8 м)

| Зима                    |                      |          |                     |          | Лето                    |                      |       |
|-------------------------|----------------------|----------|---------------------|----------|-------------------------|----------------------|-------|
| Слой колонки грунта, см | Буй-I                |          | Буй-III             |          | Слой колонки грунта, см | Буй-I                |       |
|                         | $N_A/N_C$            | $A/C$    | $N_A/N_C$           | $A/C$    |                         | $N_A/N_C$            | $A/C$ |
| 0—3                     | $\frac{0.14}{0.04}$  | 3.88     | $\frac{2.83}{0.66}$ | 4.31     | 0—2                     | $\frac{0.67}{0.72}$  | 0.86  |
| 3—6                     | $\frac{1.27}{0.29}$  | 4.48     | $\frac{1.98}{0.41}$ | 4.82     | 2—5                     | $\frac{0.12}{0.22}$  | 0.54  |
| 6—9                     | $\frac{0.28}{0.06}$  | 5.06     | $\frac{1.53}{0.41}$ | 3.70     | 5—8                     | $\frac{0.02}{0.29}$  | 0.07  |
| 9—12                    | $\frac{0.02}{0.03}$  | 0.92     | $\frac{1.22}{0.93}$ | 1.31     | 8—11                    | $\frac{0.02}{0.12}$  | 0.17  |
| 12—15                   | $\frac{0.03}{0.02}$  | 1.50     | $\frac{3.63}{1.39}$ | 2.60     | 11—14                   | $\frac{0.01}{0.10}$  | 0.13  |
| 15—18                   | $\frac{<0.02}{0.02}$ | 0.80     | $\frac{0.16}{0.08}$ | 1.98     | 17—20                   | $\frac{0.03}{0.04}$  | 0.67  |
| 18—21                   | $\frac{<0.01}{0.00}$ | $\infty$ | $\frac{4.91}{0.36}$ | 13.79    | 20—23                   | $\frac{0}{<0.01}$    | 0     |
| 21—24                   | $\frac{0.01}{<0.01}$ | 2.50     | $\frac{4.41}{1.57}$ | 2.81     | 23—26                   | $\frac{0.01}{0.01}$  | 1.00  |
| 24—27                   |                      |          | $\frac{1.39}{0.53}$ | 2.65     |                         |                      |       |
| 27—30                   |                      |          | $\frac{2.37}{2.62}$ | 0.91     |                         |                      |       |
| 30—33                   |                      |          | $\frac{4.41}{1.94}$ | 2.28     |                         |                      |       |
| Планктон                | $\frac{0}{0.004}$    | 0        |                     | Планктон |                         | $\frac{0.026}{1.47}$ | 0.17  |

большие и незакономерные размахи изменений величин индекса  $A/C$  вряд ли можно связывать со щелочностью воды в них. Факторы же, влияющие на развитие фитопланктона в целом и отдельных его групп, в частности диатомовых водорослей, очень многообразны и взаимосвязаны (Михеева, 1983). Развитие фитопланктона зависит от общего комплекса условий среды.

Численность створок  $N_A$  и  $N_C$  и величины индекса  $A/C$  в планктонном сообществе оз. Нарочь мы сопоставили с таковыми в его донных отложениях при послойном их анализе (февраль 1981 г., август 1983 г., — табл. 4).

Из результатов, приведенных в табл. 4, видно, что величины индекса  $A/C$  различны летом и зимой, закономерно изменяются как в разных слоях одной и той же колонки грунта, так и на одних и тех же горизонтах разных станций и, наконец, резко отличаются от значений для планктонного сообщества.

Все изложенное позволяет сделать вывод об абсолютной неинформативности индекса Стокнера и его непригодности для оценки трофического статуса озер или процесса их эвтрофирования.

## ЛИТЕРАТУРА

**Давыдова Н. Н.** Диатомовые водоросли донных отложений озер как показатель изменений озерных экосистем в поздне- и послеледниковое время: Автореф. дис. докт. биол. наук. Л., 1984. 40 с.

**Давыдова Н. Н., Трифонова И. С.** Диатомей планктона и донных отложений и содержание хлорофилла в осадках двух разнотипных озер Карельского перешейка как показатели процесса эвтрофирования // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1174—1183.

**Давыдова Н. Н., Курочкина А. А., Стравинская Е. С., Трифонова И. С.** Процессы эвтрофирования в Ладожском озере // Палеоолимологический подход к изучению антропогенного воздействия на озера. Л., 1981. С. 5—13.

**Коплан-Дикс И. С.** Сравнительный анализ данных за различные годы // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980. С. 18—26.

**Михеева Т. М.** Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск, 1983. 72 с.

**Михеева Т. М.** Фитопланктон, его продукция, эпифитон, макрофиты // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 33—86.

**Остапеня А. П.** Общие гидрохимические особенности озер // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 10—12.

**Трифорова И. С., Давыдова Н. Н.** Изучение поверхностного слоя донных отложений оз. Красного как метод выявления процессов эвтрофирования // Палеоолимологический подход к изучению антропогенного воздействия на озера. Л., 1981. С. 14—20.

**Якушко О. Ф., Власов Б. П., Пряхина Н. П., Гигевич Г. С.** Основные показатели нарушений лимнических комплексов в условиях интенсивной хозяйственной деятельности // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. на 3-м Всесоюз. симпоз. Черногловка, 1983. С. 200—202.

**Bradbury J. P.** Diatom stratigraphy and human settlement in Minnesota // Geol. Soc. Amer. Special Paper. 1975. 171 p.

**Bradbury J. P., Megard R. O.** Stratigraphic record of pollution in Shigawa lake northeastern Minnesota // Bull. Geol. Soc. Amer. 1972. Vol. 85. P. 2639—2648.

**Bradbury J. P., Waddington J. C.-B.** The impact of European settlement in Shagawa lake northeastern Minnesota, USA // Quaternary Plant Ecology. New York, 1973. P. 238—307.

**Brugam R. B.** Human disturbance and the historical development of Linsley Pond // Ecology. 1978. Vol. 59, N 1. P. 19—36.

**Brugam R. B.** A re-evaluation of the Araphidineae: Centrales index as an indicator of lake trophic status // Freshwater Biol. 1979. Vol. 9, N 3. P. 451—460.

**Brugam R. B., Peterson C.** The  $A/C$  (Araphidineae/Centrales) ratio in high and low alkalinity lakes in eastern Minnesota // Freshwater Biol. 1983. Vol. 13, N 1. P. 47—55.

**Haworth E. Y.** The recent diatom history of Loch-Leven, Kinross // Freshwater Biol., 1972. Vol. 2, N 1, p. 131—141.

**Keating K.** Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in eutrophic lake // Science. 1977. Vol. 196. P. 885—887.

**Stockner J. G.** Preliminary characterization of lakes in the experimental lakes area, northwestern Ontario using diatom occurrence in sediments // J. Fish. Res. Board Can. 1971. Vol. 28, N 2. P 265—275.

**Stockner J. G.** Paleolimnology as a means of assessing eutrophication // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1972. Vol. 18. P 1018—1030.

**Stockner J. G.** Phytoplankton heterogeneity and paleolimnology of Babine Lake, British Columbia, Canada // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1975. Vol. 19. P. 2236—2250.

**Stockner J. G., Benson W. W.** The succession of diatom assemblages in the recent sediments of Lake Washington // Limnol. and Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 3. P. 513—532.

**Wetzel R. G.** Limnology. Philadelphia, 1983. 860 p.

## СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ВЗВЕШЕННЫМ И РАСТВОРЕННЫМ ОРГАНИЧЕСКИМ ВЕЩЕСТВОМ В ВОДОЕМАХ РАЗНОГО ТИПА

*А. П. Остапеня*

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

Органическое вещество в водных экосистемах существует в самых различных дисперсных состояниях от грубых взвесей до истинных растворов. В практике гидробиологических и гидрохимических исследований общий пул органического вещества принято разделять на две фракции: растворенное органическое вещество (РОВ) и взвешенное органическое вещество (ВОВ). Граница между ними достаточно условна. Чаще всего к РОВ относят сумму органических веществ, проходящих через фильтр с размером пор 0.45—1.5 мкм, ВОВ — частицы органического вещества, задерживаемые этими фильтрами. Как правило, вследствие коагуляции фильтры задерживают гораздо более мелкие частицы, чем номинальный размер их пор (Sheldon, Sutcliffe, 1969; Sheldon, 1972).

Основным источником РОВ в толще воды служат деструкция взвешенных органических частиц и прижизненные выделения водных организмов. Поток вещества по каналу ВОВ—РОВ является одним из важнейших механизмов функционирования водных экосистем. В то же время экспериментально показано существование обратного потока, когда РОВ трансформируется во взвесь за счет физико-химических и микробиологических процессов (Riley, 1963, 1970; Baylor, Sutcliffe, 1963; Seki, Baber, 1966). Поскольку образовавшиеся частицы могут утилизироваться водными организмами, этот процесс имеет огромное экологическое значение.

Для морских вод соотношение РОВ и ВОВ в среднем принимается равным 10 (Wangersky, 1965). При этом в разных зонах океана и на разных глубинах оно может изменяться в 50—100 раз. Так, по данным Е. А. Романкевича (1977), в Тихом океане соотно-

шение РОВ/ВОВ изменяется от 500 до 4. Минимальные его величины отмечены для высокопродуктивных районов, максимальные — в малопродуктивных зонах и глубинных водах. В эти же пределы хорошо укладываются данные и других авторов для различных районов Мирового океана.

В пресноводных экосистемах относительное содержание ВОВ по сравнению с РОВ, как правило, выше, чем в морях. Если в морских водах нередко можно встретить отношение РОВ/ВОВ, равное 100, то для пресных это верхний предел, редко встречаемый в северных олиготрофных озерах (Бульон, 1975а, 1975б; Озерцовская, 1975). В то же время в некоторых водоемах, например в биологических очистных прудах, содержание ВОВ может быть равно содержанию РОВ и даже превышает его (Сивко, 1966). Таким образом, в пресноводных экосистемах соотношение РОВ и ВОВ изменяется в широких пределах, достигающих трех порядков. Однако в большинстве случаев диапазон этих изменений гораздо уже. Так, по данным Лавача (Lawacz, 1977), в Мазурских озерах разного трофического типа отношение РОВ/ВОВ изменялось от 2 до 20. Чаще всего встречается отношение, равное 7. По мнению Ветцеля и Рича (Wetzel, Rich, 1973), в озерах и реках это отношение чаще всего варьирует в пределах от 6 до 10. В реках, по данным Малькольма и Дурум (Malcolm, Dugum, 1976), оно находится в пределах от 1 до 18, в горных ручьях — от 1 до 9 (Naiman, Sedell, 1979).

Как известно, содержание ВОВ и РОВ в водоемах на протяжении года не остается постоянным. Их сезонная динамика в значительной степени определяется уровнем продукционных процессов и, следовательно, трофическим типом водоема. В литературе материалы о сезонных изменениях соотношения между РОВ и ВОВ в водоемах разного типа практически отсутствуют.

Рассмотрим эти соотношения на примере трех озер, заметно различающихся по уровню продуктивности. Озера расположены на северо-западе Белоруссии и представляют собой мезотрофный (оз. Нарочь), эвтрофный (оз. Мястро) и высокоэвтрофный (оз. Баторино) водоемы. В основу приведенных ниже данных положены результаты четырехлетних (1981—1984 гг.) ежемесячных наблюдений за бихроматной окисляемостью воды и содержанием в ней сестона. При пересчете величин бихроматной окисляемости на органический углерод использовали общепринятый коэффициент 0.375. Содержание углерода в сестоне рассчитывали по сухой массе и зольности взвеси, принимая, что содержание углерода в органическом веществе сестона составляет 50 %. Концентрацию растворенного углерода рассчитывали по разности между содержанием углерода в нефилтрованной воде и взвеси.

В оз. Нарочь содержание растворенного углерода изменялось в пределах от 3.5 до 5.5, взвешенного — от 0.3 до 0.7 мг С/л. В оз. Мястро соответственно от 6.0 до 8.6 и от 0.3 до 2.5, в оз. Баторино от 6.0 до 13.0 и от 0.5 до 9.3 мг С/л.

В зимние месяцы, когда содержание сестона низкое, concentra-

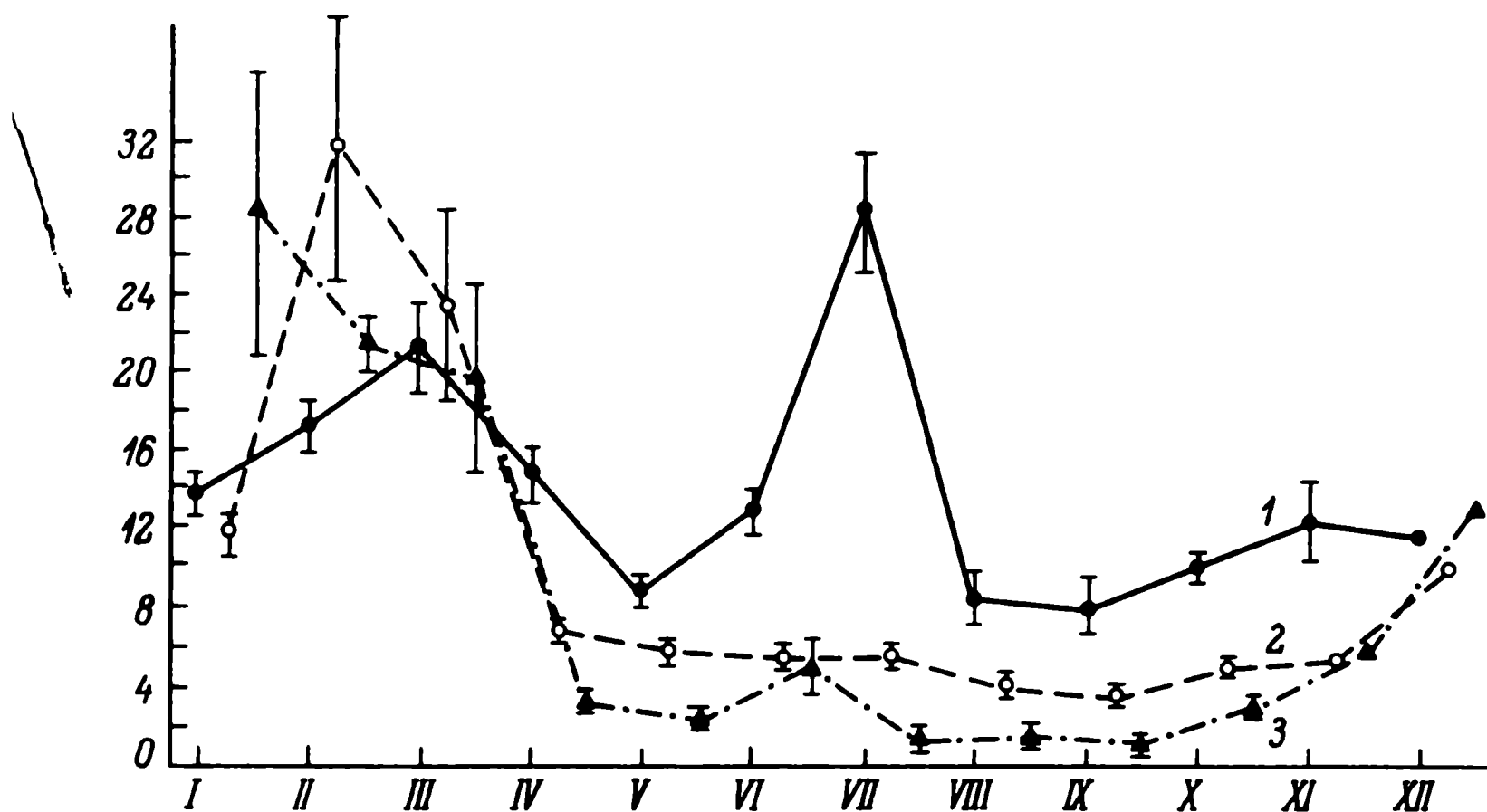


Рис. 1. Сезонная динамика соотношения РОВ/ВОВ (среднее за 1981—1984 гг.) в озерах разного трофического типа.

1 — оз. Нарочь (ст. Буй-1); 2 — оз. Мястро (Никольцы); 3 — оз. Баторино (Шиковичи).  
На оси ординат — отношение РОВ/ВОВ.

ция РОВ во всех озерах существенно (в 12—30 раз) превосходила концентрацию ВОВ (рис. 1). При этом различия между отдельными озерами по этому показателю практически были нивелированы. Начиная с апреля между озерами устанавливаются четкие различия. В мезотрофном оз. Нарочь величины отношения РОВ/ВОВ оказались наибольшими, в высокоэвтрофном оз. Баторино — наименьшими. Для озер Нарочь и Баторино отмечался заметный подъем величины этого отношения в середине лета, обусловленный летним минимумом содержания ВОВ в воде. Таким образом, соотношение ВОВ и РОВ в течение года существенно изменялось, возрастая в зимние месяцы и снижаясь летом.

Средние для вегетационного сезона (май—октябрь) величины отношения РОВ/ВОВ в озерах Нарочанской группы на разных станциях и в разные годы, рассчитанные на основании ежемесячных наблюдений, приведены в табл. 1.

Таблица 1  
Средние для вегетационного сезона (май—октябрь) величины отношения РОВ/ВОВ в озерах разной трофности

| Озеро    | Станция   | Год  |      |      |      | Среднее за 1981—1984 гг. |
|----------|-----------|------|------|------|------|--------------------------|
|          |           | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 |                          |
| Нарочь   | Литораль  | 11.1 | 19.5 | 16.3 | 23.0 | 17.5                     |
|          | Буй-1     | 16.3 | 9.0  | 9.9  | 17.1 | 13.1                     |
|          | Буй-II    | 26.4 | 12.9 | 11.3 | 16.5 | 16.8                     |
| Мястро   | Литораль  | 7.1  | 3.3  | 4.7  | 5.9  | 5.3                      |
|          | Пелагиаль | 4.8  | 4.1  | 4.5  | 6.1  | 4.9                      |
| Баторино | Литораль  | 4.1  | 2.4  | 2.6  | 3.0  | 3.0                      |
|          | Пелагиаль | 3.6  | 2.5  | 2.4  | 2.6  | 2.8                      |



Как видно из данных табл. 1, в оз. Нарочь количество РОВ в разные годы и на разных станциях в 9—26 раз превышало содержание ВОВ. В озерах Мястро и Баторино величина этого отношения была существенно ниже: в оз. Мястро оно изменялось от 3.3 до 7.1, в оз. Баторино от 2.4 до 4.1.

В среднем за изученные годы отношение РОВ/ВОВ для вегетационного сезона в озерах Нарочь, Мястро и Баторино составило соответственно 16, 5 и 3.

Таким образом, в летние месяцы с повышением трофического уровня водоема заметно изменялось соотношение между РОВ и ВОВ. В более трофных водоемах относительное содержание взвешенных веществ было выше.

Т а б л и ц а 2  
Отношение РОВ/ВОВ и содержание хлорофилла в водоемах разного типа

| Водоем                             | РОВ / ВОВ | Содержание хлорофилла, мкг/л | Источник                                    |
|------------------------------------|-----------|------------------------------|---------------------------------------------|
| Озеро                              |           |                              |                                             |
| Кривое                             | 56.4      | 0.21                         | Озерецковская, 1975; Бульон, 1975а          |
| Круглое                            | 97.7      | 0.28                         | Тот же                                      |
| Зеленецкое                         | 17.8      | 0.29                         | Озерецковская, Умнова, 1975; Бульон, 1975 б |
| Акулькино                          | 27.8      | 0.22                         | Тот же                                      |
| Нарочь                             | 15.8      | 4.2                          | Остапеня, 1985; Ковалевская, 1985           |
| Мястро                             | 5.1       | 21.0                         | Тот же                                      |
| Баторино                           | 2.9       | 50.0                         | » »                                         |
| Белое                              | 3.7       | 28.3                         | Материалы автора                            |
| Гоноике (Go-no-ike)                | 5.0       | 22.0                         | Seki et al., 1972                           |
| Солигорское водохранилище          | 4.2       | 37.2                         | Сивко и др., 1973                           |
| Озеро                              |           |                              |                                             |
| Малый Севан                        | 15.0      | 4.2                          | Глущенко, Парпаров, 1983                    |
| Большой Севан                      | 10.7      | 5.3                          | Тот же                                      |
| Байкал                             | 14.0      | 2.0                          | Тарасова, 1972; Бульон, 1976                |
| Река Днепр                         | 1.7       | 150                          | Биологические процессы..., 1973             |
| Рыбоводные пруды рыбхоза Изобелино |           |                              |                                             |
| удобряемые                         |           |                              |                                             |
| № 25                               | 1.2       | 120                          | Материалы автора                            |
| № 24                               | 2.6       | 143                          | Тот же                                      |
| № 52                               | 4.1       | 27                           | » »                                         |
| неудобряемые                       |           |                              |                                             |
| № 53                               | 3.3       | 22                           |                                             |
| № 57                               | 11        | 11                           |                                             |
| Биологические очистные пруды       |           |                              |                                             |
| Солигорский пруд № 1               | 0.82      | 2620                         | Сивко, 1966                                 |
| Минский пруд № 23 (1957 г.)        |           |                              |                                             |
| 24 VII                             | 1.2       | 250                          | Тот же                                      |
| 29 VII                             | 0.5       | 3653                         | » »                                         |
| 3 VIII                             | 0.4       | 5570                         | » »                                         |

Зависимость между соотношением РОВ и БОВ и уровнем трофии водоема рассмотрим, используя как собственные, так и литературные данные (табл. 2). Уровень трофии будем характеризовать широко применяемым для этих целей показателем — концентрацией хлорофилла в воде. Содержание хлорофилла в воде исследованных озер, как следует из данных табл. 2, изменялось от десятых долей микрограмма до сотен микрограммов в литре. Соответственно соотношение между РОВ и БОВ изменялось на несколько порядков. Расположение точек, взятых из табл. 2, на двойном логарифмическом графике (рис. 2) показывает на достаточно четкую обратную зависимость между рассматриваемыми показателями — уровнем трофии и соотношением РОВ и БОВ. Несмотря на существенные различия рассмотренных экосистем (озера разного типа, реки, рыбоводные и биологические очистные пруды), все эмпирические точки достаточно равномерно распределены вокруг общей прямой, которая может быть описана уравнением

$$y = (1.330 \pm 0.051) - (0.470 \pm 0.028) x,$$

где  $y = \lg \text{РОВ/БОВ}$ ;  $x = \lg \text{хл. мг/л.}$

В загрязняемых экосистемах соотношение между РОВ и БОВ в значительной степени изменяется в зависимости от характера и уровня загрязнения. В бытовых сточных водах содержание БОВ может заметно преобладать над содержанием РОВ (Драчев, 1964). В промышленных стоках это соотношение зависит от харак-

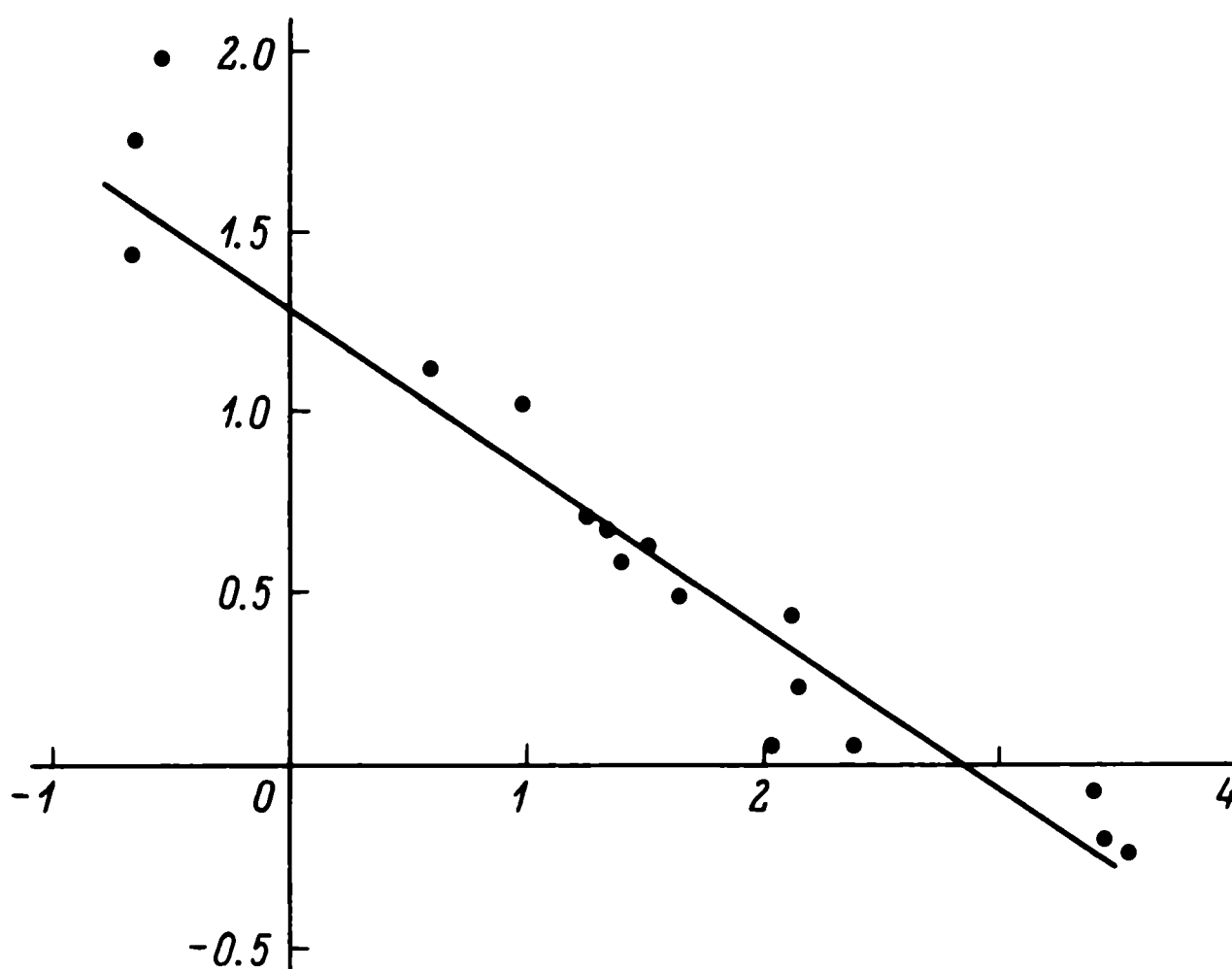


Рис. 2. Соотношение РОВ/БОВ и концентрация хлорофилла в водоемах разного типа.

На оси ординат  $\lg (\text{РОВ/БОВ})$ ; на оси абсцисс — логарифм концентрации хлорофилла, мкг/л.

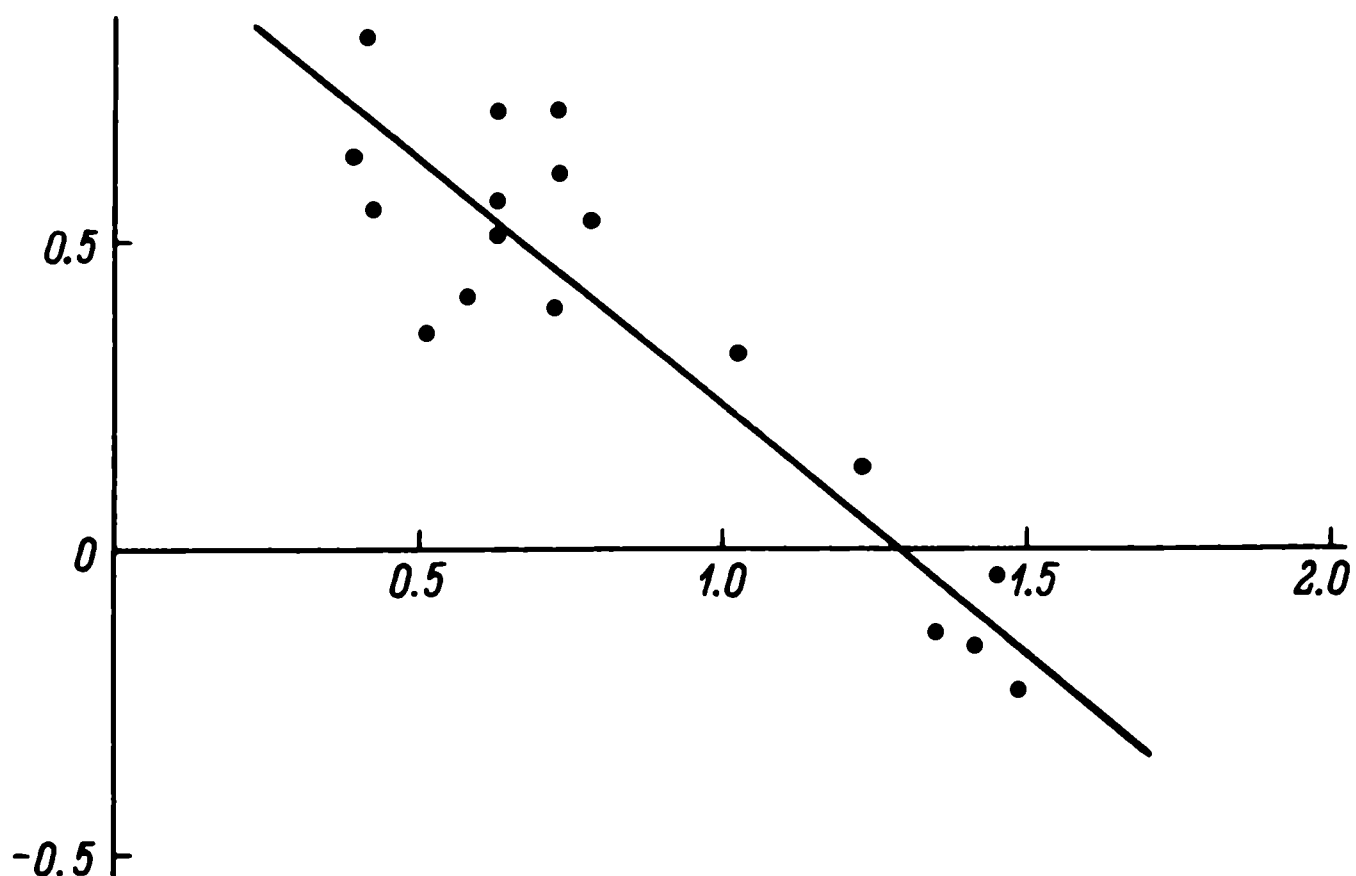


Рис. 3. Соотношение РОВ/ВОВ и БПК<sub>5</sub> в р. Свислочь.

На оси ординат —  $\lg (\text{РОВ}/\text{ВОВ})$ ; на оси абсцисс —  $\lg \text{БПК}_5$ .

тера производства. Таким образом, в водоемах, принимающих сточные воды, соотношение РОВ/ВОВ определяется составом сточных вод и уровнем загрязнения и контролируется также процессами самоочищения.

Рассмотрим зависимость соотношения РОВ и ВОВ от уровня загрязнения на примере р. Свислочь. В данном случае использованы материалы ежемесячных круглогодичных наблюдений, проведенных на разных участках реки выше и ниже пункта загрязнения.

Зависимость между отношением РОВ/ВОВ и БПК<sub>5</sub> показана на рис. 3. Она характеризуется достаточно высоким коэффициентом корреляции, равным 87.5, и описывается уравнением

$$y = (1.0 \pm 0.18) - (0.75 \pm 0.18) x,$$

где  $y = \lg \text{РОВ}/\text{ВОВ}$ ,  $x = \lg \text{БПК}_5$ .

Таким образом, соотношение между РОВ и ВОВ в водоемах и водотоках разного типа, закономерно связанное с интенсивностью продукционных процессов и уровнем загрязнения, отражает существенные особенности структурной и функциональной организации водных экосистем.

## ЛИТЕРАТУРА

Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973. С. 190.

Бульон В. В. Первичная продукция озер (Кривого и Круглого) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975а. Т. 56. С. 32—41.

Бульон В. В. Первичная продукция тундровых озер // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975б. Т. 57. С. 19—36.

**Бульон В. В.** Содержание органического вещества и фотосинтетических пигментов в планктоне озера Байкал // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976. С. 60—68.

**Глущенко Л. О., Парпаров А. С.** Некоторые элементы баланса органического вещества в оз. Севан // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. 4-го Всесоюз. симпоз. Петрозаводск, 3—5 октября. 1983. С. 29—30.

**Драчев С. М.** Борьба с загрязнением рек, озер, водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.; Л., 1964. С. 274.

**Ковалевская Р. З.** Содержание хлорофилла в планктоне // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 86—92.

**Озерецковская Н. Г.** Физико-географические и гидрохимические особенности озер Кривого и Круглого // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 56. С. 10—31.

**Озерецковская Н. Г., Умнова Л. П.** Краткий гидрохимический очерк озер Зеленецкого и Акулькино // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 57. С. 3—18.

**Остапеня А. П.** Органическое вещество в воде озер и его трансформация // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 229—245.

**Романкевич Е. А.** Геохимия органического вещества в океане. М., 1977. 256 с.

**Сивко Т. П.** Опыт эксплуатации биологических прудов // Биологические пруды в практике очистки сточных вод. Минск, 1966. С. 58—126.

**Сивко Т. П., Остапеня А. П., Павлютин А. П.** Гидрохимическая характеристика Солигорского водохранилища на р. Случь // Вестн. Белорус. гос. ун-та. 1973. Вып. 1. С. 53—56.

**Тарасова Е. Н.** О соотношении органических и минеральных компонентов взвеси вод Южного Байкала // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, вып. 1. С. 17—25.

**Baylor E. R., Sutcliffe W. H.** Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food // Limnol. and Oceanogr. 1963. Vol. 8, N 4. P. 369—371.

**Lawacz W.** Dissolved and particulate organic carbon (DOC and POC) in ecological studies // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1977. Vol. 5, N 4. P. 363—367.

**Malcolm R. L., Durum W. H.** Organic carbon and nitrogen concentrations and annual organic load of six selected rivers of the United States // U. S. Geol. Surv. Water Supply Paper 1817-F. 1976.

**Naiman R. J., Sedell J. R.** Characterization of particulate organic matter transported by some Cascade Mountain streams // J. Fish. Res. Board Can. 1979. Vol. 36, N 1, P. 17—31.

**Riley G. A.** Organic aggregates in sea-water and the dynamics of their formation and utilisation // Limnol. and Oceanogr. 1963. Vol. 8, N 1. P. 372—381.

**Riley G. A.** Particulate organic matter in sea-water // Mar. Biol. 1970. Vol. 8. P. 1—118.

**Seki H., Barber R. T.** Interaction of bubbles and bacteria in the formation of organic aggregates in sea-water // Nature. 1966. N 211. P. 257—258.

**Seki H., Takahashi M., Jamaguchi G., Ichimura S.** Ecological characteristics of Go-No-ike lake // Arch. Hydrobiol. 1972. Vol. 70. P. 425—441.

**Sheldon R. W.** Size separation of marine seston by membran and glass-fiber filters // Limnol. and Oceanogr. 1972. Vol. 17. N 3. P. 494—498.

**Sheldon R. W., Sutcliffe W. H.** Retention of marine particles by screens and filters // Limnol. and Oceanogr. 1969. Vol. 14. N 3. P. 441—444.

**Wangersky P. J.** The organic chemistry of sea water // Amer. Sci. 1965. Vol. 53. N 3. P. 358—374.

**Wetzel R. G., Rich P. H.** Carbon in freshwater systems. // Carbon and the Biosphere: Proc. 24th Brookhaven Symp. Biol. Nat. Techn. Inform. Serv. / G. M. Woodwell, E. V. Pecan / Springfield, Virginia. 1973. P. 241—263. (CONF-720510).

# ОСНОВНЫЕ ИТОГИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА ОЗЕРАХ БЕЛОРУССИИ

*Ю. С. Потаенко*

Белорусский Госуниверситет имени В. И. Ленина, Минск

Изучение бактериопланктона озер Белоруссии было начато в 1955 г. В течение 1955—1957 гг. прослежена сезонная динамика численности и биомассы бактерий в воде озер Нарочь, Мястро и Баторино, изучены скорость их размножения и интенсивность дыхания, рассчитана продукция бактериопланктона, дана количественная характеристика бактериального питания некоторых представителей зоопланктона (Беляцкая, 1958а, 1958б, 1959; Беляцкая-Потаенко, 1962, 1964). В течение последующих 10 лет исследования бактериопланктона озер носили эпизодический характер. Начиная с 1967 г. были возобновлены систематические наблюдения за бактериопланктоном Нарочанских озер, результаты которых (включая 1980 г.) опубликованы в ряде работ (Потаенко, 1968, 1977, 1979, 1985; Инкина, 1978, 1979, 1983, 1985; Потаенко, Головчиц, 1981; Колешко и др., 1982; Потаенко и др., 1982).

Средняя за год численность бактерий в мезотрофном оз. Нарочь, по наблюдениям 1967—1980 гг., изменялась от 1.05 до 2.93, в эвтрофном оз. Мястро от 1.87 до 5.35 и в высокоэвтрофном оз. Баторино от 3.93 до 15.06 млн. кл./мл. Среднегодовая биомасса бактерий за этот же период в оз. Нарочь составляла 0.23—0.65, в оз. Мястро 0.61—1.96 и в оз. Баторино 1.78—5.85 мг/л сырой массы. Размах колебаний величин численности бактерий  $N_{\max}/N_{\min}$  в течение года в оз. Нарочь достигал 2.0—4.5, оз. Мястро 2.1—5.6 и оз. Баторино 1.9—8.6 раза (Потаенко, 1985). Следовательно, с увеличением трофности озер возрастает амплитуда колебаний количества бактерий.

Бактериальная продукция за сутки в среднем за май—июль 1974—1980 гг. составляла для оз. Нарочь 0.20, оз. Мястро 0.79 и оз. Баторино 3.21 мг/л сырой массы, величины суточных  $P/V$ -коэффициентов — соответственно 0.27, 0.46 и 0.37 (Инкина, 1985).

Годовая динамика численности бактериопланктона в озерах Нарочь, Мястро и Баторино в период с 1981 по 1984 гг. представлена на рис. 1—3. Из приведенных на рисунках данных видно, что количество бактерий в озерах Нарочь и Мястро в это время оставалось в тех же пределах, что и ранее (оз. Нарочь 1.32—2.92 и оз. Мястро 2.48—4.94 млн. кл./мл), и оказалось в оз. Баторино значительно ниже (2.60—9.54 млн. кл./мл). Меньшими стали колебания величин количественного развития бактериопланктона в этих озерах в пределах года (оз. Нарочь 1.9—3.4, оз. Мястро 1.8—3.4 и оз. Баторино 3.0—3.5 раза).

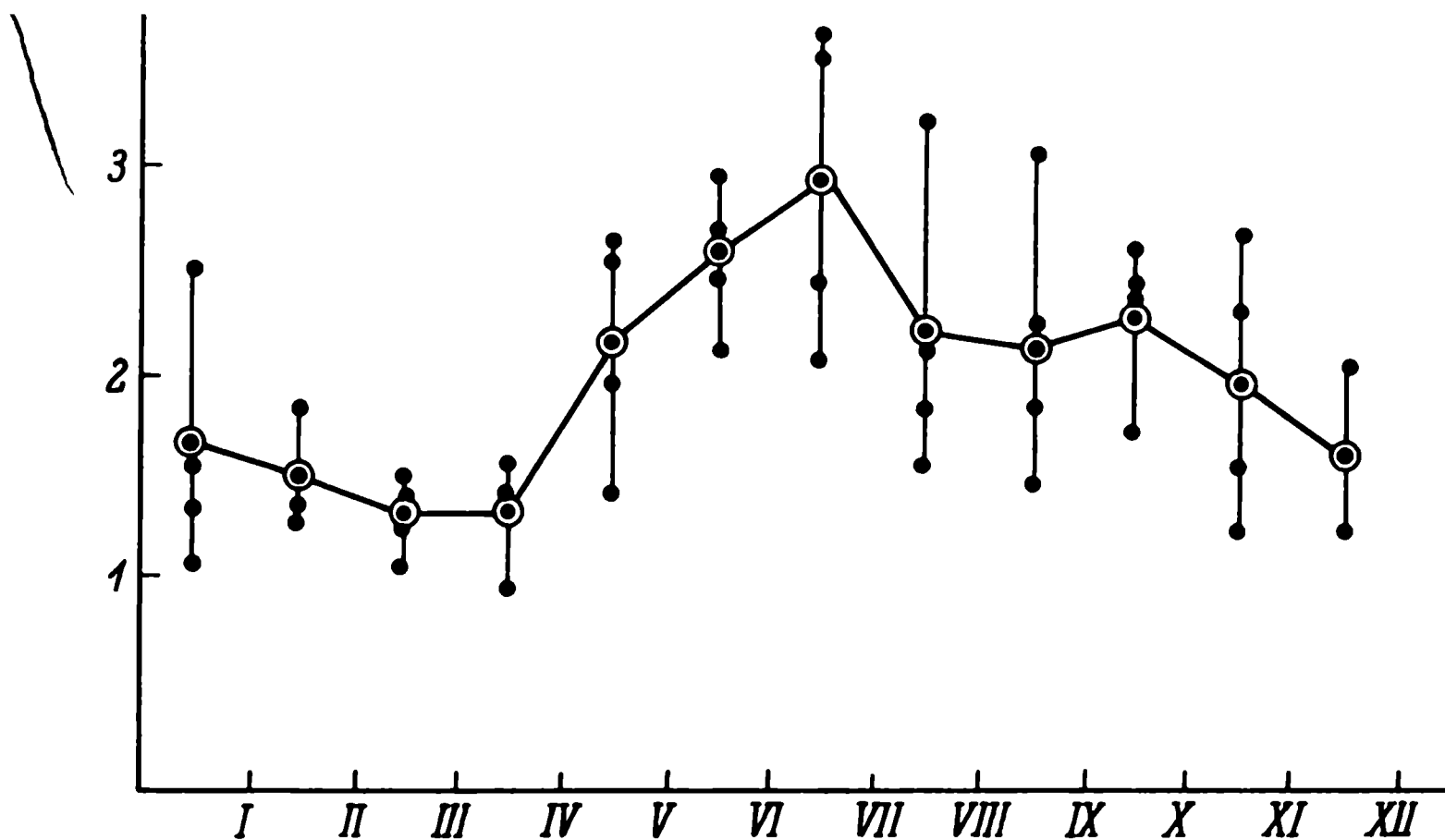


Рис. 1. Годовая динамика общей численности бактериопланктона в оз. Нарочь по данным 1981—1984 гг.

Точки — данные отдельных лет, светлые кружки — средняя многолетняя. На оси ординат — численность бактериопланктона, млн. кл./мл.

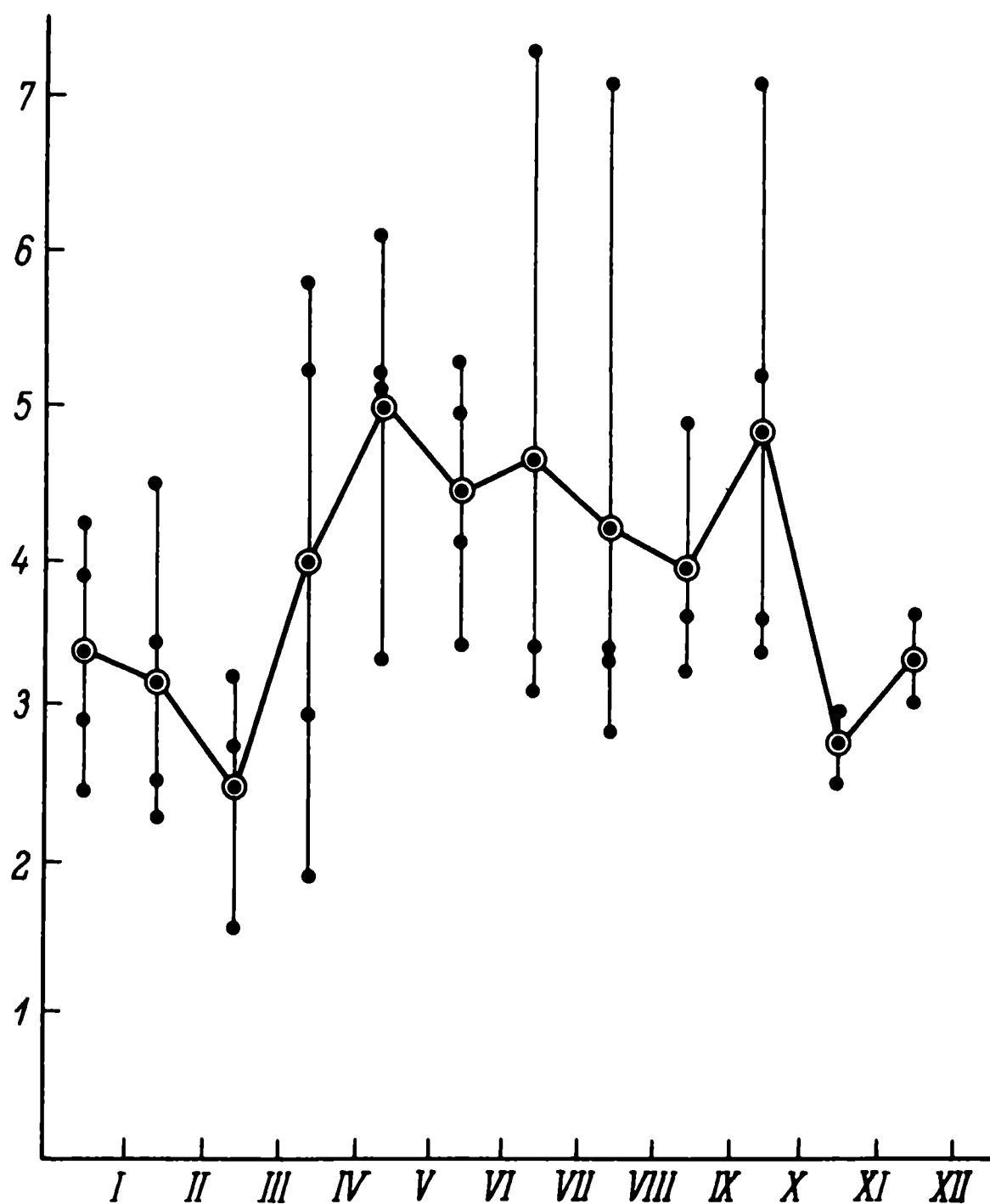


Рис. 2. Годовая динамика общей численности бактериопланктона в оз. Мястро по данным 1981—1984 гг

Обозначения как на рис. 1



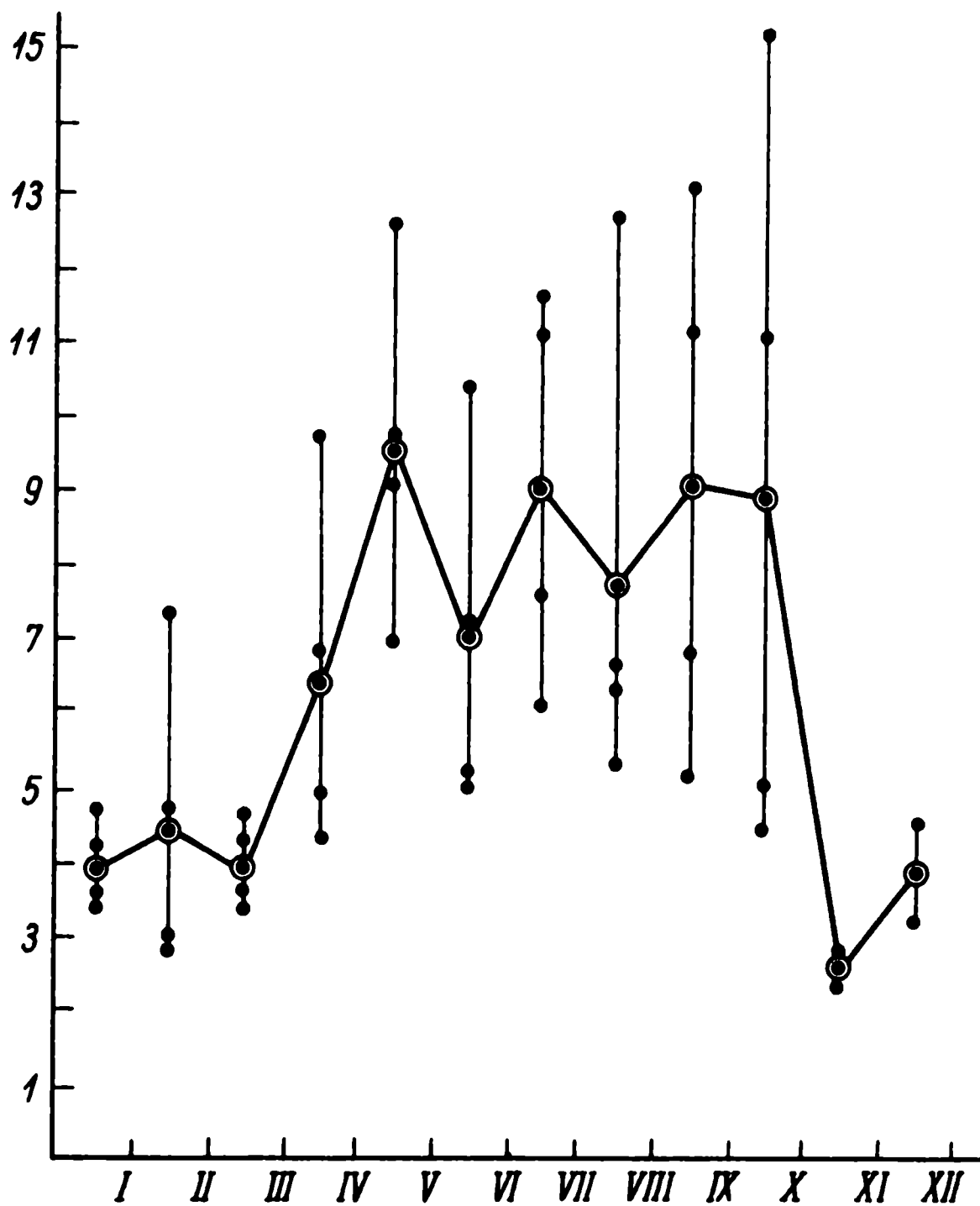


Рис. 3. Годовая динамика общей численности бактериопланктона в оз. Баторино по данным 1981—1984 гг.  
Обозначения как на рис. 1.

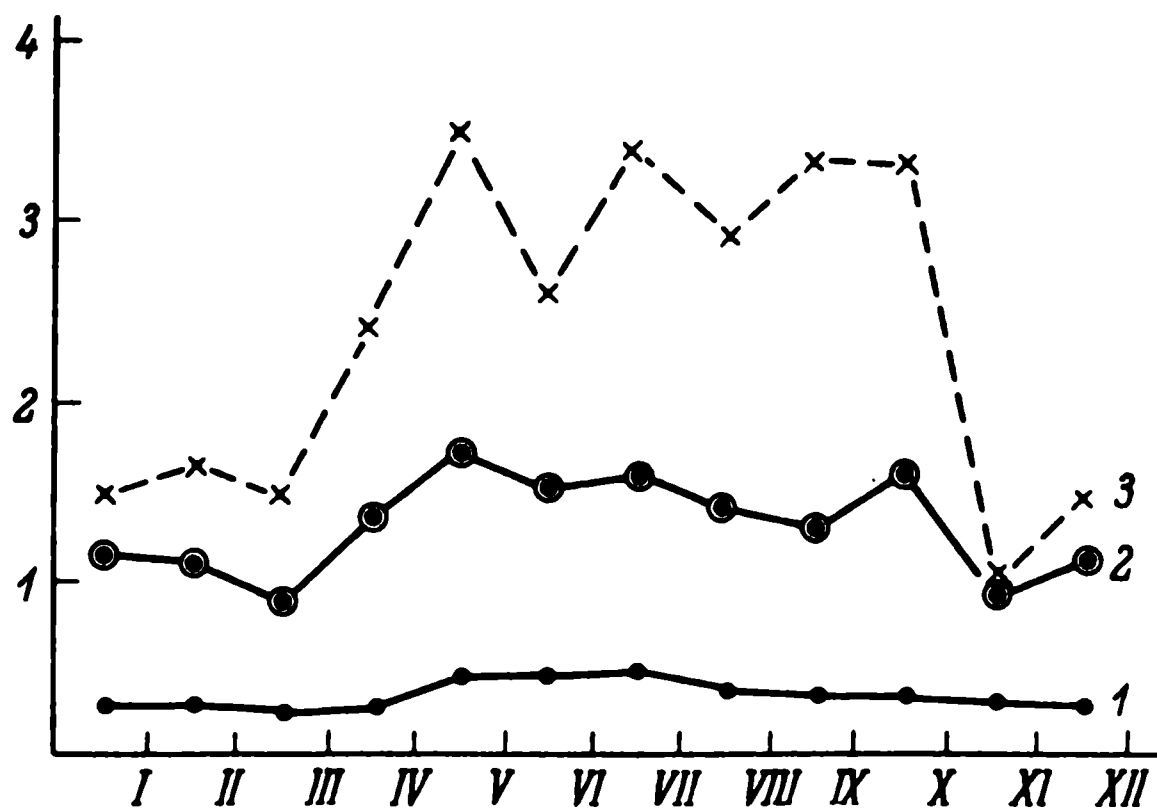


Рис. 4. Годовая динамика биомассы бактериопланктона в озерах Нарочь (1), Мясро (2) и Баторино (3) по средним данным за 1981—1984 гг.  
На оси ординат — биомасса бактериопланктона, мг/мл.

На рис. 4 показана динамика средних за год величин биомассы бактериопланктона Нарочанских озер за 1981—1984 гг. Видно, что биомасса бактерий в оз. Нарочь находилась в пределах от 0.22 до 0.48, в оз. Мястро от 0.86 до 1.69 и в оз. Баторино от 0.94 до 3.53 мг/л, средние за год величины составляли соответственно  $0.33 \pm 0.02$ ,  $1.30 \pm 0.08$  и  $2.36 \pm 0.27$  мг/л сырой массы.

Обобщение результатов многолетних (1967—1984 гг.) исследований количественного развития бактериопланктона Нарочанских озер показало, что средняя за эти годы численность бактерий в мезотрофном оз. Нарочь составляла  $1.78 \pm 0.15$ , в эвтрофном оз. Мястро  $3.29 \pm 0.37$  и в высокоэвтрофном оз. Баторино  $9.08 \pm 1.09$  млн. кл./мл, средняя биомасса — соответственно  $0.34 \pm 0.03$ ,  $1.12 \pm 0.13$  и  $3.36 \pm 0.50$  мг/л сырой массы. Это подтверждает сделанный ранее вывод (Потаенко, 1985) о намечающейся тенденции увеличения среднегодовых величин численности и биомассы бактерий во всех трех озерах.

Учитывая большие площади Нарочанских озер, и особенно оз. Нарочь (площадь зеркала  $79.6 \text{ км}^2$ ), и то, что изучение количественных закономерностей развития бактериопланктона в озерах проводилось на ограниченном числе станций (на оз. Нарочь на трех, на озерах Мястро и Баторино на двух), возникла необходимость проверить репрезентативность для озер данных, полученных при наблюдениях на этих станциях.

В марте 1978 г. в подледный период и в августе 1983 г. в период открытой воды проведено изучение пространственного распределения численности бактерий по акватории озер Нарочь, Мястро и Баторино.<sup>1</sup> Результаты исследований, представленные в табл. 1, показали отсутствие существенных различий в количественном развитии бактерий в литоральной зоне и в пелагиали изученных озер.

Интересно отметить, что по мере увеличения абсолютной численности бактериопланктона наблюдалось уменьшение относительной неравномерности его горизонтального распределения. Так, размах колебаний общего числа бактерий на разных станциях в 1978 г. в оз. Нарочь не превышал 2.8, в оз. Мястро 2.3 и в оз. Баторино 1.8 раза, в 1983 г. — в оз. Нарочь 1.9, озерах Мястро и Баторино 1.6 раза.

Это свидетельствует о репрезентативности данных, полученных при наблюдениях на постоянных станциях для всего озера. Последнее особенно важно для гидробиологического мониторинга на Нарочанских озерах.

Сведений о численности бактериопланктона в других озерах Белоруссии почти нет. Общее же число озер в республике превышает 10 тыс. (Якушко, 1967, 1971, 1981). В 1977 г. были опублико-

<sup>1</sup> Пробы бактериопланктона отбирались сотрудниками сектора гидробиологии Проблемной научно-исследовательской лаборатории экспериментальной биологии Белорусского государственного университета им. В. И. Ленина.

Численность бактериопланктона на литоральных и пелагических станциях  
Нарочанских озер в период зимней и летней стагнации

| Озеро    | Год,<br>месяц                    | Число станций | Литоральные станции                 |                  | Число станций | Пелагические станции                |                  |
|----------|----------------------------------|---------------|-------------------------------------|------------------|---------------|-------------------------------------|------------------|
|          |                                  |               | Количество бактерий,<br>млн. кл./мл |                  |               | Количество бактерий,<br>млн. кл./мл |                  |
|          |                                  |               | пределы<br>колебаний                | среднее          |               | пределы<br>колебаний                | среднее          |
| Нарочь   | 1978,<br>март<br>1983,<br>август | 19            | 1.34—2.62                           | $2.0 \pm 0.09$   | 34            | 1.00—2.76                           | $1.54 \pm 0.07$  |
|          |                                  | 14            | 1.15—2.19                           | $1.64 \pm 0.08$  | 9             | 1.36—1.75                           | $1.59 \pm 0.04$  |
| Мястро   | 1978,<br>март<br>1983,<br>август | 20            | 1.56—3.59                           | $2.65 \pm 0.14$  | 12            | 1.77—3.48                           | $2.50 \pm 0.12$  |
|          |                                  | 8             | 2.41—3.81                           | $3.25 \pm 0.16$  | 3             | 2.61—3.49                           | $2.96 \pm 0.27$  |
| Баторино | 1978,<br>март<br>1983,<br>август | 7             | 12.65—22.45                         | $15.69 \pm 1.39$ | 7             | 13.27—22.12                         | $17.18 \pm 1.13$ |
|          |                                  | 7             | 4.98—6.90                           | $6.03 \pm 0.26$  | 3             | 4.52—7.05                           | $5.90 \pm 0.74$  |

ваны результаты исследований численности и биомассы бактериопланктона 34 озер Витебской и Минской областей (Потаенко, 1977)

В течение последних 20 лет Отраслевая научно-исследовательская лаборатория озероведения Белорусского государственного университета им. В. И. Ленина (ОНИЛОЗ БГУ) проводила комплексные гидробиологические и лимнологические исследования озер Белоруссии по заданию Министерства мелиорации и водного хозяйства БССР с целью разработки программы рационального использования озерного фонда республики.

Рассмотрим результаты исследований бактериопланктона в 156 разнотипных озерах БССР. Наблюдения были проведены в июне—июле 1971—1982 гг. В зависимости от морфометрии и глубин озер отбор проб на каждом из них производили на 2—3 станциях с разных горизонтов. Общее количество проб, отобранных на каждом озере, было не менее 10.

Общую численность бактерий определяли методом прямого счета по А. С. Разумову (1932, 1947) на мембранных фильтрах с диаметром пор 0.35—0.40 мкм. Бактериальные клетки подсчитывались под микроскопом МБИ-6 в 20 полях зрения при увеличении  $\times 900$  после окраски фильтров 5 %-ным эритрозином в течение 24 ч. Общая просчитываемая площадь на каждом фильтре составляла 29 378 мкм<sup>2</sup>. При расчете биомассы бактерий приняли средний объем бактериальной клетки равным 0.5 мкм<sup>3</sup>, удельную массу — 1.

В табл. 2 представлены данные по бактериопланктону, сгруппированные по генетическим типам озер, согласно классификации, разработанной О. Ф. Якушко (1971, 1981) для озер Белоруссии. Она базируется на широкой лимнологическо-географической основе и приме-

Количественные показатели бактериопланктона в озерах разного генетического типа

| Генетический тип, подтип                                                                                                                                                                                                                                        | Число озер | Глубина, м                     | Количество бактерий, млн. кл./мл |                 | Биомасса бактерий, мг/л |                 |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|--------------------------------|----------------------------------|-----------------|-------------------------|-----------------|
|                                                                                                                                                                                                                                                                 |            |                                | пределы колебаний                | среднее         | пределы колебаний       | средняя         |
| I. Мезотрофные с признаками олиготрофии, глубокие, небольшие<br>Мезотрофные с признаками антропогенного загрязнения                                                                                                                                             | 9          | $\frac{25.0-53.6}{6.8-18.5}^*$ | 1.54—3.51                        | $2.47 \pm 0.26$ | 0.77—1.75               | $1.24 \pm 0.13$ |
|                                                                                                                                                                                                                                                                 | 2          | $\frac{30.7-31.5}{6.7-9.0}$    | 12.80—28.21                      | 20.50           | 6.40—14.10              | 10.25           |
| II. Мезотрофные, среднеглубокие с большой площадью<br>Мезотрофные с признаками антропогенного эвтрофирования                                                                                                                                                    | 13         | $\frac{4.5-26.2}{2.4-8.4}$     | 1.14—8.03                        | $4.09 \pm 0.71$ | 0.57—4.01               | $2.04 \pm 0.35$ |
|                                                                                                                                                                                                                                                                 | 1          | $\frac{33.7}{7.3}$             | 16.61                            | 16.61           | 8.31                    | 8.31            |
| III. Эвтрофные, неглубокие и мелководные с разной площадью<br>III <sub>1</sub> . Слабоэвтрофные, неглубокие со значительной площадью<br>III <sub>2</sub> . Слабоэвтрофные, среднеглубокие<br>III <sub>3</sub> . Высокоэвтрофные, мелководные, с разной площадью | 63         | $\frac{5.1-16.4}{2.0-7.6}$     | 1.25—23.30                       | $5.63 \pm 0.48$ | 0.63—11.65              | $2.81 \pm 0.24$ |
|                                                                                                                                                                                                                                                                 | 11         | $\frac{15.2-25.0}{4.8-7.1}$    | 2.52—8.93                        | $5.03 \pm 0.60$ | 1.26—4.46               | $2.51 \pm 0.30$ |
|                                                                                                                                                                                                                                                                 | 43         | $\frac{1.8-5.5}{0.9-3.3}$      | 1.68—23.95                       | $6.47 \pm 0.68$ | 0.84—11.97              | $3.23 \pm 0.34$ |
|                                                                                                                                                                                                                                                                 | 14         | $\frac{0.8-4.5}{0.3-2.9}$      | 1.33—15.02                       | $5.22 \pm 0.91$ | 0.66—4.32               | $2.61 \pm 0.45$ |

\* Над чертой — пределы максимальных глубин, под чертой — пределы средних глубин.

нима для малых озер лесной зоны северного полушария и включает четыре основных типа и три подтипа озер.

К I типу (мезотрофные с признаками олиготрофии) мы отнесли 11 озер. В основном это глубокие небольшие озера, максимальные глубины находятся в пределах от 25.0 до 53.6 м. В озерах Долгое (Лепельский р-н), Ричи, Женно численность бактериопланктона составляла 1.54—1.74, в озерах Волчин, Роговское, Гиньково, Вечелье, Долгое (Глубокский р-н), Троща 2.00—3.51 млн. кл./мл. Особо следует отметить озера Лесковичи и Круглик, характеризующиеся высокой численностью бактерий (Лесковичи 12.8, Круглик 28.21 млн. кл./мл).

Эталон II типа озер (мезотрофные среднеглубокие с большой площадью) — оз. Нарочь. К этому типу отнесено 14 озер: Большое Островито, Белое (Брестский р-н), Белое (Полоцкий р-н), Глубокое, Плисса, Сосна, Мигурино, Снуды, Липно, Белое (Городокский р-н), Белое (Россонский р-н), Мядель, Беленец. Количество бактерий в воде этих озер было в пределах от 1.14 до 8.03, в среднем для всех озер 4.09 млн. кл./мл. Численность бактериопланктона в июне—июле 1971—1982 гг. в оз. Нарочь находилась в пределах от 1.17 до 3.59 млн. кл./мл (табл. 3). Очень высокая численность бактерий (16.6 млн. кл./мл) отмечена в оз. Лепельском, отнесенном к этому типу.

Т а б л и ц а 3

Средняя численность бактериопланктона, млн. кл./мл, в озерах Нарочь, Мястро и Баторино (июнь и июль) в разные годы

| Год           | Нарочь      |             | Мястро      |             | Баторино     |              |
|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
|               | Июнь        | Июль        | Июнь        | Июль        | Июнь         | Июль         |
| 1971          | 2.56        | 1.32        | 4.99        | 2.06        | 12.03        | 12.14        |
| 1972          | 1.17        | 1.23        | 2.47        | 1.62        | 3.42         | 3.53         |
| 1973          | —           | 1.45        | —           | 2.21        | —            | 3.05         |
| 1974          | 3.46        | 3.59        | 5.83        | 6.98        | 17.15        | 22.94        |
| 1975          | 1.43        | 1.79        | 2.56        | 1.66        | 8.13         | 6.27         |
| 1976          | 1.81        | 2.74        | 2.89        | 4.22        | 10.30        | 10.43        |
| 1977          | 2.98        | 2.34        | 4.89        | 4.26        | 20.89        | 21.04        |
| 1978          | 1.11        | 1.76        | 2.30        | 2.12        | 18.51        | 13.20        |
| 1979          | 1.19        | 1.43        | 3.55        | 3.67        | 12.22        | 11.83        |
| 1980          | 3.00        | 3.55        | 3.08        | 5.07        | 7.50         | 8.66         |
| 1981          | 2.11        | 2.33        | 3.42        | 3.37        | 5.11         | 7.47         |
| 1982          | 2.72        | 2.06        | 5.27        | 3.08        | 7.22         | 5.95         |
| С р е д н е е | 2.14 ± 0.26 | 2.13 ± 0.23 | 3.75 ± 0.38 | 3.36 ± 0.46 | 11.13 ± 1.71 | 10.54 ± 1.81 |

В III типе озер (эвтрофные мелководные озера разной площади) в зависимости от степени эвтрофирования О. Ф. Якушко выделил три подтипа.

Подтип III<sub>1</sub> — слабоэвтрофные неглубокие со значительной площадью озера. Типичный представитель этого типа — оз. Мястро. В этот подтип нами включено 63 озера (40.4 % от всех озер). Количество бактериопланктона в этих озерах изменялось в широ-

ких пределах от 1.25 до 23.30, составляя в среднем  $5.63 \pm 0.48$  млн. кл./мл. По многолетним данным (1971—1982 гг.), число бактерий в июне—июле в оз. Мястро было в пределах от 1.62 до 6.98, в среднем  $3.55 \pm 0.42$  млн. кл./мл (табл. 3).

К подтипу III<sub>2</sub> отнесено 11 слабоэвтрофных среднеглубоких озер с численностью бактерий 2.52—8.93 млн. кл./мл.

В подтип III<sub>3</sub> нами выделено 43 (27.6 % от изученных озер), высокоэвтрофных мелководных озера с разной площадью; эталон подтипа — оз. Баторино. Количество бактерий в озерах этого подтипа изменялось от 1.68 до 23.95, в среднем  $6.47 \pm 0.68$  млн. кл./мл. Высокими показателями количественного развития бактериопланктона характеризовались озера Суя (11.00), Кузьмичи (11.78), Канаши (12.46), Воробьи (13.74), Арлейко (15.49) и Черное (23.95 млн. кл./мл). В оз. Баторино в июне—июле 1971—1982 гг. численность бактериопланктона составляла 3.0—22.94 млн. кл./мл (табл. 3).

IV тип — дистрофирующие мелководные с разной площадью озера. Из 156 изученных озер в этот тип нами выделено только 14, которые характеризуются разной степенью количественного развития бактериопланктона. Так, в оз. Жельцы количество бактерий не превышало 1.33, а в оз. Глыбоченко 15.02 млн. кл./мл. Среднее количество бактерий в озерах данного типа составило  $5.22 \pm 0.91$  млн. кл./мл.

Таким образом, наиболее развит в количественном отношении бактериопланктон в высокоэвтрофных озерах. В изученных озерах, как и озерах Нарочанской группы, отмечено увеличение амплитуды колебаний численности бактерий с увеличением трофности озер.

Располагая данными по биомассам фито- и зоопланктона, которые любезно предоставили сотрудники гидробиологической группы ОНИЛОЗ БГУ, мы провели сопоставление биомасс бактерий-, фито- и зоопланктона по типологическим группам озер (табл. 4).

В 9 мезотрофных глубоких озерах с признаками олиготрофии биомасса фитопланктона была в 1.4 раза выше биомассы бактериопланктона, в то время как биомасса зоопланктона в 1.5 раза ниже биомассы бактерий. Озера Круглик и Лесковичи (подвержены антропогенному загрязнению) характеризовались большой биомассой фитопланктона, которая в 2.6 раза превышала биомассу бактерий, и очень низкой биомассой зоопланктона — в 8.3 раза меньше биомассы бактериопланктона.

Для мезотрофных среднеглубоких озер (II) соотношение биомасс бактерий-, фито- и зоопланктона составляло 1 4.1 0.7. В оз. Лепельское (подвержено антропогенному эвтрофированию) отмечены очень низкие биомассы фито- и зоопланктона (0.98 и 0.63 мг/л). Биомасса бактерий в этом озере была 8.31 мг/л.

В слабоэвтрофных неглубоких озерах (III<sub>1</sub>) биомасса фитопланктона в 2.1 раза превышала биомассу бактерий, в слабоэвтрофных среднеглубоких (III<sub>2</sub>) в 2.5, в высокоэвтрофных (III<sub>3</sub>) в 3.6 раза. Биомасса зоопланктона в подтипах III<sub>1</sub> и III<sub>3</sub> была почти



Соотношение биомасс бактерио-, фито- и зоопланктона в исследованных озерах

| Генетический тип, подтип | Число озер | Сырая биомасса, мг/л   |                        |                      | Соотношение биомасс |               |              |
|--------------------------|------------|------------------------|------------------------|----------------------|---------------------|---------------|--------------|
|                          |            | бактерио-планктона     | фитопланктона          | зоопланктона         | бактерио-планктона  | фитопланктона | зоопланктона |
| I *                      | 9          | 1.24<br>(0.77—1.78) ** | 1.79<br>(0.35—6.68)    | 0.80<br>(0.48—1.47)  | 1.0                 | 1.4           | 0.6          |
|                          | 2          | 10.25<br>(6.40—14.10)  | 26.58<br>(19.94—33.22) | 1.29<br>(1.27—1.32)  | 1.0                 | 2.6           | 0.1          |
| II *                     | 13         | 2.04<br>(0.57—4.01)    | 8.44<br>(0.12—74.20)   | 1.35<br>(0.46—3.90)  | 1.0                 | 4.0           | 0.7          |
|                          | 1          | 8.31                   | 0.98                   | 0.63                 | 1.0                 | 0.1           | 0.1          |
| III *                    | 63         | 2.81<br>(0.62—11.65)   | 5.91<br>(0.51—28.18)   | 2.94<br>(0.48—11.33) | 1.0                 | 2.1           | 1.0          |
|                          | 11         | 2.51<br>(1.26—4.46)    | 6.39<br>(1.15—32.90)   | 1.75<br>(0.83—3.20)  | 1.0                 | 2.5           | 0.7          |
|                          | 43         | 3.19<br>(0.84—11.97)   | 11.54<br>(0.63—82.65)  | 3.01<br>(0.11—9.65)  | 1.0                 | 3.6           | 0.9          |
| IV *                     | 14         | 2.61<br>(0.66—7.51)    | 4.18<br>(0.30—55.93)   | 1.39<br>(0.01—3.20)  | 1.0                 | 1.6           | 0.5          |

\* Характеристику типов см. табл. 2.

\*\* В скобках указаны пределы колебаний.

одинакова с биомассой бактерий, в подтипе III<sub>2</sub> в 1.4 раза ниже ее.

Биомасса зоопланктона оказалась в 1.9 раза ниже биомассы бактериопланктона в дистрофирующих озерах. В то же время биомасса фитопланктона в них в 1.6 раза превышала биомассу бактерий.

Анализ средних величин количественного развития бактерио-, фито- и зоопланктона для озер разных генетических типов показал сравнительно низкий уровень развития зоопланктона по сравнению с бактериями. В Нарочанских озерах биомасса бактерий была меньше биомассы фито- и зоопланктона (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Соотношение биомасс бактерио-, фито- и зоопланктона в Нарочанских озерах

| Озеро    | Сырая биомасса, мг/л   |                           |                           | Соотношение биомасс    |                         |                        |
|----------|------------------------|---------------------------|---------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
|          | бактерио-<br>планктона | фито-<br>планк-<br>тона * | зоо-<br>планк-<br>тона ** | бактерио-<br>планктона | фито-<br>планк-<br>тона | зоо-<br>планк-<br>тона |
| Нарочь   | 0.36                   | 0.87                      | 0.98                      | 1.0                    | 2.4                     | 2.7                    |
| Мястро   | 1.23                   | 5.36                      | 1.55                      | 1.0                    | 4.4                     | 1.3                    |
| Баторино | 4.35                   | 12.00                     | 5.73                      | 1.0                    | 2.8                     | 1.3                    |

\* Данные Михеевой Т. М. (1985)  
\*\* Данные Крючковой Н. М. (1985)

Таким образом, осреднение данных по многим одноразовым наблюдениям привело к результатам, которые не выходят за пределы величин, полученных при систематических наблюдениях на озерах Нарочь, Мястро и Баторино. Поэтому можно заключить, что одноразовые съемки на большом числе озер при соответствующей обработке (осреднение) данных вполне пригодны для характеристики озер. Озера Нарочь, Мястро и Баторино можно считать характерными представителями (эталоны) соответствующих типов озер Белоруссии. Антропогенное воздействие на озере любого типа сопровождается увеличением показателей количественного развития бактериопланктона в них. Эти показатели можно рекомендовать использовать в гидробиологическом мониторинге озер БССР.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беляцкая Ю. С. Сезонные изменения общего числа и биомассы бактерий в воде трех озер разных типов // Микробиология. 1958а. Т. 27, Вып. 1. С. 113—119.
- Беляцкая Ю. С. Время генерации и утилизация энергии водными бактериями // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1958б, № 2. С. 147—161.
- Беляцкая Ю. С. Бактериопланктон озер Нарочь, Мястро, Баторино и его значение в питании зоопланктона: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1959. 16 с.
- Беляцкая-Потаенко Ю. С. Интенсивность газообмена у бактерий // Микробиология. 1962. Т. 31, вып. 1. С. 135—139.
- Беляцкая-Потаенко Ю. С. Количественные данные по бактериальному питанию зоопланктона // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964. С. 277—282.

- Инкина Г. А.** Санитарно-микробиологические исследования озера Нарочь // Вестн. Белорус. ун-та. 1978. Сер. 2, № 3. С. 41—44.
- Инкина Г. А.** Скорость потребления кислорода бактериопланктоном // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 103—121.
- Инкина Г. А.** Численность бактерий в зарослях и обрастаниях высших водных растений // Вестн. Белорус. ун-та. 1983. Сер. 2, № 1. С. 68—70.
- Инкина Г. А.** Скорость потребления кислорода и продукция бактериопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 215—221.
- Колешко О. И., Потаенко Ю. С., Шарангович Л. Н.** Количественный и видовой состав гетеротрофных бактерий озера Нарочь // Микробиология. 1982. Т. 51, вып. 1. С. 143—145.
- Крючкова Н. М.** Размерный состав, биомасса и продукция зоопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 134—142.
- Михеева Т. М.** Годовая и многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 70—86.
- Потаенко Ю. С.** Сезонная динамика общей численности и биомассы бактерий в воде Нарочанских озер // Микробиология. 1968. Т. 37, вып. 3. С. 540—547.
- Потаенко Ю. С.** Количественная характеристика летнего бактериопланктона некоторых озер Белоруссии // Вестн. Белорус. ун-та. 1977. Сер. 2, № 3. С. 31—34.
- Потаенко Ю. С.** Численность, биомасса и продукция бактериопланктона // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 80—103.
- Потаенко Ю. С.** Сезонная и многолетняя динамика численности и биомассы бактериопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 210—215.
- Потаенко Ю. С., Головчиц Л. А.** Распределение бактериопланктона по акватории Нарочанских озер // Вестн. Белорус. ун-та. 1981. Сер. 2, № 3. С. 59—62.
- Потаенко Ю. С., Колешко О. И., Шарангович Л. Н.** Годовая динамика сапрофитов и общего числа бактерий в мезотрофном озере Нарочь // Вестн. Белорус. ун-та. 1982. Сер. 2, № 2. С. 43—45.
- Разумов А. С.** Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1, вып. 2. С. 131—146.
- Разумов А. С.** Методы микробиологических исследований воды / М-во строит. предприятий тяж. индустрии. ВОДГЕО. 1947. 46 с.
- Якушко О. Ф.** География озер Белоруссии. Минск, 1967. 213 с.
- Якушко О. Ф.** Белорусское Поозерье. Минск, 1971. 334 с.
- Якушко О. Ф.** Озероведение: География озер Белоруссии. Минск, 1981. 203 с.

## **БАКТЕРИИ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ЧАСТИЦАМИ ВЗВЕСИ, И БАКТЕРИАЛЬНЫЕ МИКРОКОЛОНИИ В ВОДЕ ОЗЕР**

**Г. А. Инкина**

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

Бактерии существуют в толще воды в виде одиночных свободноплавающих клеток или в агрегированном состоянии. Агрегированные бактерии связаны с частицами детрита, минеральной взвеси или образуют микроколонию. Имеются доказательства более высокой активности агрегированных микроорганизмов по сравнению со свободноживущими (Хайлов, 1971; Jannasch,

Pritchard, 1972; Wangersky, 1977, 1984; Stevenson, 1978; Harvey, Young, 1980). Агрегированные бактерии в отличие от мелких одиночных бактерий улавливаются даже грубыми фильтраторами и седиментаторами и служат важным трофическим элементом в водных экосистемах (Сорокин, 1982; Кузнецов, 1983).

В настоящей работе представлены результаты микроскопического изучения частиц взвеси, численности агрегированных бактерий и общего количества бактериопланктона в озерах разного типа. Исследования проводились на озерах Нарочь, Мястро, Баторино в разные сезоны 1980—1985 гг. Пробы воды отбирались на двух—трех станциях. Общая численность бактериопланктона, количество микроколоний и частиц взвеси определялись прямым счетом на мембранных ультрафильтрах HUF5 «Synproг-6» (диаметр пор 0.4 мкм) по методу А. С. Разумова (1947) под микроскопом МБИ-11 при увеличении  $\times 1350$ . При этом просчитываемая площадь фильтра была в 6 раз больше, чем при обычной методике учета бактериопланктона. Размеры частиц определялись с помощью окулярного винтового микрометра МОВ-1-15.

Содержание взвешенных микроскопических частиц детрита в исследованных озерах заметно различалось. Их количество в пробах из оз. Нарочь изменялось от 0.004 до 0.045, составляя в среднем 0.021 млн. частиц/мл. Более высокое содержание частиц было в воде оз. Мястро — 0.043 при колебаниях от 0.011 до 0.013 млн. частиц/мл, максимальное их количество отмечено в воде оз. Баторино — от 0.025 до 0.20, в среднем 0.10 млн. частиц/мл (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Численность микроорганизмов, количественный и размерный состав частиц взвеси в воде исследованных озер (средние за 1980—1984 гг.)

| Озеро    | Количество бактериопланктона, млн. кл./мл | Количество частиц взвеси, млн./мл | Линейные размеры частиц взвеси, мкм |
|----------|-------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| Нарочь   | $1.31 \pm 0.10$                           | $0.021 \pm 0.009$                 | $10.0 \pm 1.6$                      |
| Мястро   | $2.60 \pm 0.51$                           | $0.043 \pm 0.008$                 | $11.6 \pm 1.5$                      |
| Баторино | $4.80 \pm 1.03$                           | $0.10 \pm 0.020$                  | $10.5 \pm 1.4$                      |

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

| Озеро    | Количество бактериопланктона на частицах взвеси, млн. кл./мл | Количество бактерий на 1 частице взвеси, кл./частиц | Агрегированные бактерии, % от общего количества бактерий |
|----------|--------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| Нарочь   | $0.29 \pm 0.05$                                              | $14.0 \pm 0.8$                                      | $22 \pm 5$                                               |
| Мястро   | $1.11 \pm 0.60$                                              | $26.0 \pm 1.4$                                      | $42 \pm 8$                                               |
| Баторино | $1.70 \pm 0.42$                                              | $17.0 \pm 1.3$                                      | $35 \pm 6$                                               |

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее « $\pm$ » — среднеквадратичная ошибка средней.

Во всех озерах низкая концентрация детритных частиц (0.015—0.075 млн. частиц/мл) отмечена в зимнее время, более высокая (0.038—0.13 млн. частиц/мл) — весной, летом и осенью (рис. 1). При этом в озерах Нарочь и Мястро максимальное количество микроскопических частиц взвеси было в весеннее время, в оз. Баторино — в летнее. Подобная сезонная динамика количества частиц хорошо согласуется с результатами многолетних наблюдений за содержанием сестона в этих озерах (Остапеня, 1984).

В исследованных водоемах были получены близкие величины линейных размеров частиц детрита:  $10.0 \pm 1.6$  (оз. Нарочь),  $11.6 \pm 1.5$  (оз. Мястро),  $10.5 \pm 1.4$  (оз. Баторино) мкм (табл. 1). В детрите этих озер преобладали частицы с линейными размерами, близкими к 10 мкм (52—54 %). Частицы размером 10—50 мкм составили 42—47 %, величина более 50 мкм отмечалась редко — в 2—4 % случаев (рис. 2). Близкие результаты к полученным нами приводит В. И. Харламенко (1981) для зал. Посьета. По его данным, в пробах воды преобладала фракция до 10 мкм (60 %). Шлеер (Schleyer, 1981) также отмечал, что в воде, омывающей рифы у Южной Америки, размеры большинства частиц детрита не превышали 5—10 мкм. Небольшие размеры частиц взвеси в воде наблюдали и другие авторы (Harvey, Young, 1980; Сорокин, 1982; Кузнецов, 1983).

Измерения линейных размеров частиц в разные сезоны показали, что в воде оз. Нарочь преобладали частицы размером 10—13 мкм. Существенных сезонных различий в их размере отмечено не было. В озерах Мястро и Баторино наблюдалось заметное снижение размеров частиц зимой.

Средняя за год численность бактериопланктона в озерах Нарочь, Мястро и Баторино составила соответственно 1.31, 2.60 и 4.80 млн. кл./мл. (табл. 1). Эти величины хорошо согласуются

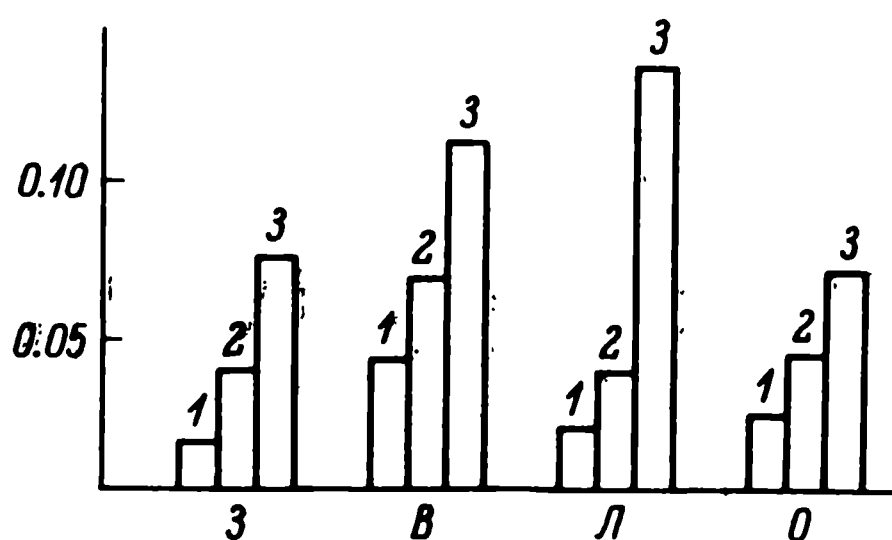


Рис. 1. Количество микроскопических частиц взвеси в воде озер Нарочь (1), Мястро (2), Баторино (3) в разные сезоны.

З — зима, В — весна, Л — лето, О — осень. На оси ординат — количество частиц, млн./мл.

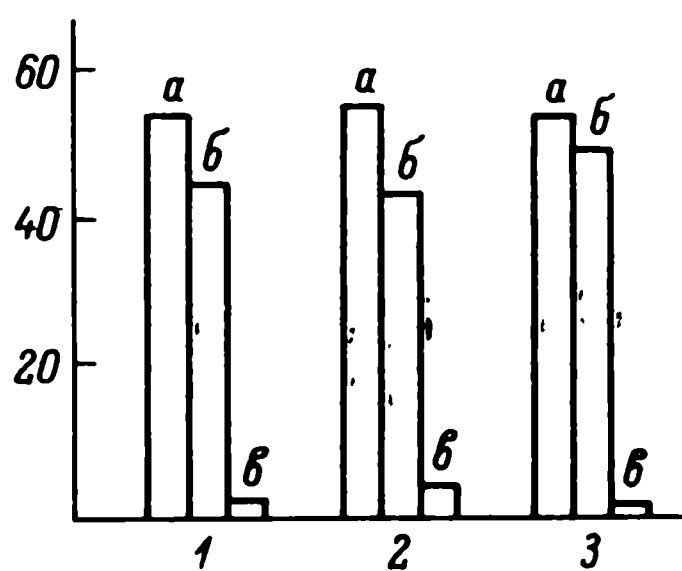


Рис. 2. Доля встречаемости частиц взвеси различных линейных фракций в воде озер Нарочь (1), Мястро (2), Баторино (3).

а — до 10 мкм; б — от 10 до 50 мкм; в — свыше 50 мкм. На оси ординат — количество частиц взвеси различных фракций, %.

с ранее полученными концентрациями бактериопланктона в озерах Нарочанской группы (Потаенко, 1985). Из этого количества с частицами микроскопической взвеси было ассоциировано в оз. Нарочь 0.29, в озерах Мястро и Баторино 1.11 и 1.70 млн. кл./мл. На одну частицу взвеси в среднем приходилось от 14 до 26 бактерий. Для сравнения укажем, что в воде оз. Байкал преобладали частицы, несущие не более 10 бактерий (Спиглазов, 1983). В морских водах на одну частицу детрита приходилось в среднем менее одной бактерии (Wieble, Romero, 1972).

Существуют две противоположные точки зрения о соотношении свободноплавающих и агрегированных бактерий. Многие исследователи считают, что значительная часть бактериопланктона ассоциирована с частицами детрита (Родина, 1966; Сорокин, 1982; Linley, Field, 1982; Cammen, Walker, 1982; Konda, 1984). По мнению других (Williams, 1970; Wieble, Romero, 1972, и др.), большая часть гетеротрофной активности обусловлена свободноживущими микроорганизмами и лишь незначительное количество бактериопланктона ассоциировано с частицами детрита или образует микроколонии.

Большинство данных об агрегированности планктонных микроорганизмов получено для морских вод. Пресные водоемы изучены в этом отношении слабо. По данным И. А. Нечесова (1981), агрегированные бактерии в воде озер прибайкальского участка БАМ составляют 14—45 %. В то же время из материалов Л. П. Спиглазова (1981) следует, что в оз. Байкал на долю агрегированных бактерий приходится всего 1.6—3.5 %. В воде оз. Мендота прикрепленные бактерии составляют 50 % от всей бактериальной биомассы (Pedros-Alio, Brock, 1983).

В исследованных нами озерах агрегированные бактерии составили в среднем 22—42 % от количества учтенного бактериопланктона (табл. 1), изменяясь от 18—21 % в подледный период до 49—56 % в остальные сезоны года (рис. 3). При наблюдениях на Нарочанских озерах в 1980—1982 гг. нами были получены более высокие средние величины прикрепленных бактерий, достигавшие 40—57 % (Инкина, Остапеня, 1984). Это можно объяснить тем, что ранее просчитывалась в 6 раз меньшая площадь окулярного сетчатого микрометра.

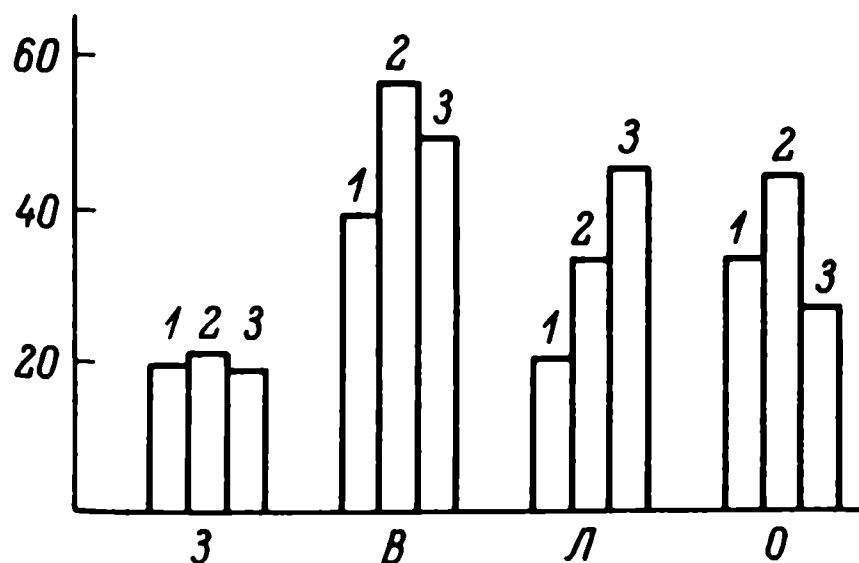


Рис. 3. Количество агрегированных бактерий в воде озер Нарочь (1), Мястро (2), Баторино (3) в разные сезоны. З — зима, В — весна, Л — лето, О — осень. На оси ординат — количество агрегированных бактерий в долях от общего количества бактериопланктона, %.



Максимальное количество агрегированных бактерий во всех изученных нами озерах было отмечено в весеннее время. Аналогичную картину наблюдали и на других водоемах. По данным Камена и Волкера (Cammen, Walker, 1982), прикрепленные к частицам взвеси бактерии в воде зал. Фонди (Канада) весной составляли 67—94 %, летом — 8—40 %, увеличиваясь к осени до 37—89 %. В эвтрофном оз. Мендота агрегированные бактерии составляли 1—10 % (зимой), 15—30 % летом (Pedros-Alio, Brock, 1983).

Нами было проведено определение детритно-бактериальных ассоциаций на литоральных и пелагических станциях в исследованных озерах. В оз. Нарочь было выявлено отчетливое различие в количестве частиц взвеси и прикрепленных к ним бактерий. На пелагических станциях оно было в 1.4—1.5 раза выше по сравнению с литоральными. При уровне значимости  $p=0.05$  разница между указанными величинами оказалась достоверной. Для озер Мястро и Баторино эти различия были несущественными (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Средние значения количества частиц взвеси и агрегированных бактерий на литоральных (Л) и пелагических (П) станциях озер (август 1983 г.)

| Озеро    | Стан-<br>ции | Число<br>станций | Количество<br>частиц взвеси,<br>млн./мл | Агрегированные<br>бактерии,<br>% от общего<br>количества | Общее количество<br>бактериопланк-<br>тона, млн. кл./мл |
|----------|--------------|------------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| Нарочь   | Л            | 13               | $0.012 \pm 0.005$                       | $19.4 \pm 13.1$                                          | $1.14 \pm 0.51$                                         |
|          | П            | 10               | $0.018 \pm 0.008$                       | $27.8 \pm 12.5$                                          | $1.02 \pm 0.38$                                         |
| Мястро   | Л            | 7                | $0.045 \pm 0.009$                       | $27.0 \pm 13.2$                                          | $3.48 \pm 0.14$                                         |
|          | П            | 6                | $0.043 \pm 0.013$                       | $30.8 \pm 8.2$                                           | $3.17 \pm 0.37$                                         |
| Баторино | Л            | 7                | $0.063 \pm 0.021$                       | $11.9 \pm 10.3$                                          | $5.72 \pm 6.26$                                         |
|          | П            | 6                | $0.070 \pm 0.036$                       | $18.3 \pm 8.04$                                          | $6.13 \pm 7.56$                                         |

Прикрепленные бактерии на различных глубинах в оз. Нарочь (поверхность, 8 и 15 м) соответственно составили 15, 32 и 8 %. Максимум их приходился на средний горизонт, где, вероятно, снижалось потребление бактерий зоопланктоном. Повышенную адсорбцию бактериальных клеток взвесью на глубинах в Средиземном море отмечал Д. М. Витюк (1983). Он объяснял это явление отсутствием угнетающего влияния фитопланктона на развитие бактерий.

Для сравнения степень агрегированности бактерий определялась нами в водоемах и водотоках Чукотки. Наблюдения были проведены летом 1983 г. на р. Паляваам и в воде пойменного и тундрового озер. В реке прикрепленные к частицам взвеси бактерий составляли лишь 2—6 %, в озерах 15—18 %. Количество прикрепленных бактерий в этих озерах оказалось близким к полученному для мезотрофного оз. Нарочь (22 %).

Наряду с бактериями, ассоциированными с частицами детрита в воде Нарочанских озер, были обнаружены микроколонии в виде пленчатых агрегатов. Пленчатые образования представляли собой

прозрачные однослойные, слегка окрашенные в серовато-коричневые тона пластинки, на которых были отчетливо видны бактерии.

Пленчатые формы наблюдались рядом авторов в морских водах (Jost, Ballin, 1979; Linley, Field, 1982; Витюк, 1983; Мишустина, Батурина, 1984). Для пресных вод известны лишь материалы из эвтрофного оз. Великого (Кузнецова и др., 1981). Указанные авторы объясняют появление пленочных агрегатов в результате адсорбции растворенных органических веществ на поверхности минеральных частиц, пузырьков воздуха, появляющихся при ветровом перемешивании или интенсивном фотосинтезе, на погруженных в воду подвижных и неподвижных предметах. При определенных условиях пленки могут отрываться от субстрата и переходить в состав взвешенного вещества (Витюк, 1983).

Подробное определение пленочных образований в воде Нарочанских озер проводилось в 1984 г. Количество пленочных агрегатов в пробах воды из оз. Нарочь изменялось от 0.004 до 0.011, составляя в среднем 0.007 млн./мл. В 2 раза выше было их содержание в воде оз. Мястро — 0.014 при колебаниях от 0.007 до 0.022, максимальное содержание отмечено в оз. Баторино — 0.015—0.095 при средней численности 0.036 млн./мл (табл. 3). При этом в озерах Нарочь и Баторино количество пленочных образований на пелагических станциях было в 2.0—2.5 раза выше, чем на литоральных, а в оз. Мястро на обеих станциях одинаковое (табл. 4).

Во всех изученных озерах низкая концентрация пленочных образований (0.006—0.018 млн./мл) отмечена в зимнее время, более высокая (0.011—0.048) — в остальные периоды (рис. 4). Для сравнения укажем, что в воде оз. Великое численность пленочных агрегатов не превышала 0.00002—0.025 млн./мл (Кузнецова и др., 1981).

Пленочные образования в воде озер Нарочь, Мястро, Баторино соответственно составили 45, 56 и 43 % от общего количества частиц взвеси. Количество бактерий, прикрепленных к пленочным образованиям, достигало в этих озерах 0.08, 0.21 и 0.41 млн. кл./мл, что составило 31—57 % от количества бактерий на взвеси, или 6—10 % от общего количества бактерий в воде (табл. 3). В среднем в исследованных озерах на одном пленочном агрегате было ассоциировано 11—15 бактерий.

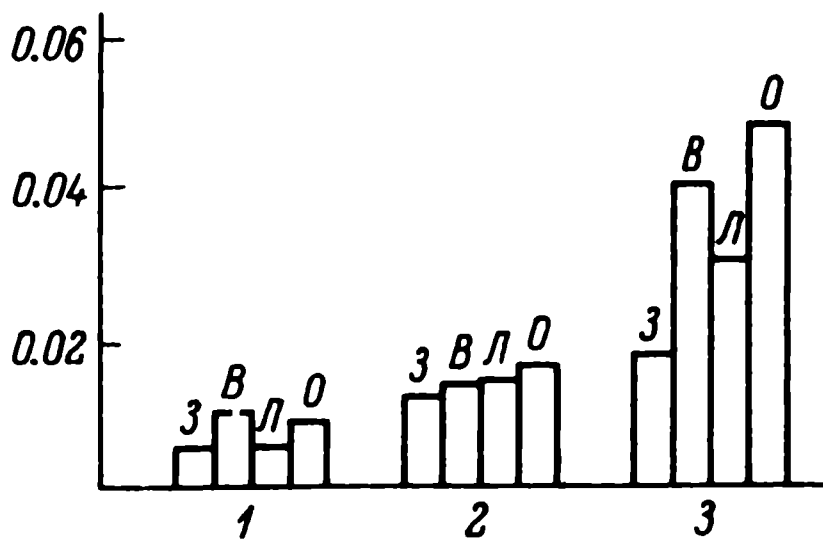


Рис. 4. Количество пленочных образований в воде озер Нарочь (1), Мястро (2), Баторино (3) в разные сезоны.

З — зима, В — весна, Л — лето, О — осень.  
На оси ординат — количество пленочных образований, млн./мл.

Количество и размер пленочных образований в воде Нарочанских озер (1984—1985 гг.)

| Озеро                        | Количество бактериопланктона, млн. кл./мл | Количество частиц взвеси, млн./мл | Количество пленочных образований, млн./мл | Пленочные образования, % от общего количества частиц | Линейные размеры, мкм |                       |
|------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------------------------------|-----------------------|-----------------------|
|                              |                                           |                                   |                                           |                                                      | частиц взвеси         | пленочных образований |
| Нарочь<br>Мястро<br>Баторино | 1.29±0.11                                 | 0.013±0.002                       | 0.007±0.001                               | 45±4.0                                               | 14.1±2.6              | 5.6±2.3               |
|                              | 2.07±0.46                                 | 0.025±0.004                       | 0.014±0.005                               | 56±8.0                                               | 11.5±1.6              | 8.6±1.6               |
|                              | 4.08±0.31                                 | 0.084±0.018                       | 0.036±0.017                               | 43±7.0                                               | 14.0±1.0              | 9.1±0.8               |

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

| Озеро    | Количество бактерий на частицах взвеси, млн. кл./мл | Количество бактерий на пленочных образованиях, млн./мл | Агрегированные бактерии, % от общего количества бактерий | Бактерии пленочных образований, % от количества бактерий на взвеси | Бактерии пленочных образований, % от общего количества бактериопланктона |
|----------|-----------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| Нарочь   | 0.21±0.005                                          | 0.08±0.005                                             | 16                                                       | 38±18.5                                                            | 6±1.8                                                                    |
| Мястро   | 0.37±0.08                                           | 0.21±0.01                                              | 18                                                       | 57±6.1                                                             | 10±0.1                                                                   |
| Баторино | 1.34±0.28                                           | 0.41±0.08                                              | 33                                                       | 31±9.0                                                             | 10±0.6                                                                   |

**Количество пленочных образований в воде литоральных  
и пелагических станций озер (1984 г.)**

| Озеро    | Количество пленочных образований,<br>млн./мл, на станциях |                    |
|----------|-----------------------------------------------------------|--------------------|
|          | литоральных                                               | пелагических       |
| Нарочь   | $0.0036 \pm 0.0006$                                       | $0.0095 \pm 0.002$ |
| Мястро   | $0.0144 \pm 0.007$                                        | $0.014 \pm 0.0025$ |
| Баторино | $0.024 \pm 0.006$                                         | $0.045 \pm 0.028$  |

Таким образом, пленочные образования в исследованных водоемах составили 45—56 % от числа взвеси, а бактерии на них 31—57 % от их количества на взвеси.

Ранее указывалось, что на пленочных агрегатах микроорганизмы хорошо видны и легко просчитываются. Исходя из изложенного, увеличение данных учета агрегированных микроорганизмов в 2 раза, как это предлагает делать В. И. Харламенко (1984), несомненно приведет к завышению результатов. Предложение этого автора будет верно в том случае, если все бактерии ассоциированы с плотными частицами. Кроме того, следует допустить, что на видимой и невидимой сторонах частицы находится одинаковое количество бактерий.

Мы провели эксперименты по выяснению причин образования пленочных агрегатов. Опыты ставились с водой озер Нарочь, Мястро, Баторино в весенне-летний период 1984 г. Использовалась цельная вода, вода, предварительно профильтрованная через фильтры с диаметром пор 3.0, 1.5 и 0.4 мкм, и вода после тройной фильтрации. Было поставлено несколько вариантов опытов: 1) пробы воды встряхивались в течение 2—4 сут на аппарате для встряхивания жидкости с периодом качания 127 колебаний/мин; 2) склянки просто оставляли стоять в течение 2—4 сут; 3) пробы воды сразу же фиксировали формалином и после экспозиции в течение 2—4 сут отфильтровывали. Образование пленочных агрегатов наблюдали как в цельной воде, так и в фильтрах. Максимальное их количество было отмечено на 4-е сутки опыта. В цельной воде за это время оно возрастало в 15 раз, в воде, профильтрованной через фильтры с диаметром пор 3.0 и 1.5 мкм, в 13 раз, с порами 0.4 мкм в 9 раз. В экспериментах с водой, последовательно профильтрованной через фильтры 3.0, 1.5 и 0.4 мкм, бактериальные пленки не наблюдались. Почти одинаковые результаты были получены при встряхивании проб воды и в просто стоящих пробах. При добавке формалина к естественной воде образование пленочных частиц не наблюдалось. Это указывает на то, что в их создании бактерии принимают самое активное участие.

В 1982—1983 гг. мы наблюдали появление пленочных образований в экспериментах по влиянию минеральной взвеси (глины, песка) на естественные сообщества водных бактерий. На 4-е сутки

опыта было отмечено появление органических частиц, напоминающих агрегаты, описанные для морских и пресных вод (Jost, Ballin, 1979; Linley, Field, 1982; Витюк, 1983). Эти органические новообразования после осаждения на мембранные фильтры и окраски эритрозином имели вид тонких, слегка окрашенных в розовато-коричневый цвет пленок. Они имели размеры от 3 до 10 мкм и, как правило, включали в себя одну или несколько частиц глины или песка. На 6—8-е сутки опытов на образовавшихся агрегатах наблюдалось появление ассоциированных с ними бактерий, количество которых возрастало к концу опыта (15-е сутки).

Образование пленочных агрегатов отмечалось в опытах с добавлением органических веществ (гидролизата хары) к естественной озерной воде. Максимальное количество пленочных частиц наблюдалось после 16—20 ч экспозиции. По сравнению с контролем их количество увеличивалось в 10 раз (от 0.004 до 0.044 млн./мл). Число бактерий, прикрепленных к одной частице, возрастало в 1.5 раза (от 13 до 19 кл. на частицу).

Проведенные эксперименты показали, что образование пленочных агрегатов происходит при интенсивном перемешивании воды, в воде после фильтрации ее через фильтры, а также при добавлении к исследуемой воде минеральных и органических веществ. Установлено, что 20—40 % микробной популяции объединено в агрегаты размером 10—14 мкм, что свидетельствует о довольно высокой трофической роли этих агрегатов в исследованных озерах.

## ЛИТЕРАТУРА

**Витюк Д. М.** Взвешенное вещество и его биогенные элементы. Киев, 1983. 210 с.

**Инкина Г. А., Остапеня А. П.** Агрегированность озерного бактериопланктона // Микробиология. 1984. Т. 53, вып. 4. С. 686—689.

**Кузнецов Е. А.** Роль бактериопланктона в экосистеме интенсивной прудовой поликультуры и в питании рыб // Тез. докл. 1-го Всесоюз. симпоз. «Теоретические основы аквакультуры». М., 1983. С. 135—136.

**Кузнецова М. А., Орлова О. В., Савинова А. Б.** Потенциальная роль агрегатов органических веществ в питании ракообразных фильтраторов в литорали озер // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. Вып. 2. С. 91—92.

**Мишустина И. Е., Батурина М. В.** Ультрамикрорганизмы и органическое вещество океана. М., 1984. 93 с.

**Нечесов И. А.** Микробиологическая характеристика рек и озер Верхнеангарской котловины // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск, 1981. С. 107—123.

**Остапеня А. П.** Калорийность сестона в озерах разного типа // Вод. ресурсы. 1984. № 3. С. 170—174.

**Потаенко Ю. С.** Сезонная и многолетняя динамика численности и биомассы бактериопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 210—215.

**Разумов А. С.** Методы микробиологических исследований воды. М., 1947. 46 с.

**Родина А. Г.** Кормовое значение детрита // Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования: Материалы 1-го съезда ВГБО. М., 1966. С. 35—42.

**Сорокин Ю. И.** Черное море. М., 1982. 215 с.

**Спиглазов Л. П.** Место бактериальных микроколоний и частиц детрита с ассоциированной микрофлорой в структуре планктонного микробного сообщества озера Байкал // *Круговорот вещества и энергии в водоемах*. Иркутск, 1981. Вып. 2. С. 47—49.

**Спиглазов Л. П.** Бактериальные микроколонии как элементы планктонного микробного сообщества озера Байкал // *Микробиология*. 1983. Т. 52, вып. 4. С. 671—673.

**Хайлов К. М.** Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 226 с.

**Харламенко В. И.** Изучение бактериального населения детрита, методы эпифлуоресцентной микроскопии // *Материалы 4-го съезда ВГБО*. Киев, 1981. Т. 1. С. 162—163.

**Харламенко В. И.** Определение численности и биомассы водных бактерий эпифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных микрофильтров // *Микробиология*. 1984. Т. 53, № 1. С. 165—166.

**Cammen L. M., Walker J. A.** Distribution and activity of attached and freeliving suspended bacteria in the Bay of Fundy // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1982. Vol. 39, N 12. P. 1655—1663.

**Harvey R. W., Young L. Y.** Enrichment and association of bacteria and particulates in salt marsh surface water // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1980. Vol. 39, N 4. P. 894—899.

**Jannasch H. W., Pritchard P. H.** The role of inert particulate matter in the activity of aquatic microorganisms // *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 1972. Suppl. Vol. 29. P. 289—308.

**Jost G., Ballin G.** Bestimmung der Bakterienzahl and Abschätzung der Bakterienbiomasse in der Darss-Lingster Bodenkette // *Wiss. Ztschr. W.-Pieck-Univ. Rostock. Math.-naturwiss. R.* 1979. Bd 28, N 4—5. S. 87—89.

**Konda Toshifumi.** Seasonal Variations in four bacterial size fractions from a hypertrophic pond in Tokyo, Japan // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* 1984. Vol. 69, N 6. P. 843—858.

**Linley E. A., Field J. G.** The nature and ecological significance of bacterial aggregation in a nearshore upwelling ecosystem // *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.* 1982. Vol. 14. P. 1—11.

**Pedros-Allo Carlos, Brock T. D.** The importance of attachment to particles for planktonic bacteria // *Arch. Hydrobiol.* 1983. Vol. 98, N 3. P. 354—379.

**Schleyer M. H.** Microorganisms and detritus in the water column of a subtidal reef of Natal // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1981. Vol. 4, N 3. P. 307—320.

**Stevenson M. L.** A case for bacterial dormancy in aquatic systems // *Microbiol. Ecol.* 1978. Vol. 4, N 2. P. 127—133.

**Wangersky P. J.** The role of particulate matter in the productivity of surface waters // *Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch.* 1977. Vol. 30, N 4. P. 546—564.

**Wangersky P. J.** Organic particles and bacteria in the ocean // *Heterotrophic Activity in Sea / Proc. NATO Adv. Res. Inst. Microb. and Cycl. Org. Matter. Sea, Cascais Nov. 1981. New York; London.* 1984. P. 263—288.

**Wieble W. J., Pomeroy L. P.** Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: A microscopic study // *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 1972. Suppl. Vol. 29. P. 325—352.

**Williams P. I.** Heterotrophic utilisation of dissolved organic compounds in the sea. 1. Size distribution of population // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 1970. Vol. 50, N 9. P. 859—870.



# О ТРОФИЧЕСКОЙ РОЛИ ДЕТРИТА (КРАТКИЙ ОБЗОР)

*А. П. Павлютин*

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

Интерес к трофической роли детрита возник давно. Еще в 1918 и 1919 гг. датские исследователи Петерсон и Енсен (Peterson, 1918; Jensen, 1919) предполагали, что основным источником пищи для животных бентоса в прибрежных датских водах служит органический детрит из разложившихся водных растений. Декстер (Dexter, 1944) установил, что детрит из *Zostera* был основой для пищевых цепей животных, ассоциированных с ее зарослями, и отметил спад вторичной продукции в результате ее исчезновения.

Трофическая роль детрита, в особенности в прибрежных и эстуарных системах, богатых макрофитами, до сих пор привлекает внимание исследователей. Среди ранних работ можно найти много таких, в которых высказывались предположения о большой значимости детрита в питании водных беспозвоночных. Однако количественное изучение этого вопроса началось только в шестидесятые годы нашего столетия морскими биологами.

Первые сведения об эффективности утилизации детрита пресноводными ракообразными были получены в СССР в 1968 г. (Остапеня и др., 1968). В начале изучения трофической роли детрита существовали два противоположных мнения, основанных на экспериментальных данных. При этом одни и те же исследователи получали иногда противоречивые результаты. В экспериментах с искусственно приготовленным детритом или с детритом, собранным ниже эвфотной зоны, было установлено, что детрит не ассимилируется. Если он ассимилируется, то очень мало, для того чтобы служить источником пищи (Darnell, 1967; Bell, Ward, 1970; Paffenhofer, Strickland, 1970; Chervin, 1978). В то же время эксперименты с естественной взвесью из эстуариев или прибрежных зон показали, что детрит не только потребляется и ассимилируется, но и служит основной, если не определяющей частью рациона копепод (Adams, Steele, 1966; Gerber, Marshall, 1974; Heinle et al. 1977; Paffenhofer, Harris, 1976; Poulet, 1976; Roman, 1977). Такие различия, вероятно, вызваны тем, что в первой категории опытов использовали либо сильно разложившийся детрит, лабильное органическое вещество которого было уже использовано бактериями, либо детрит, недоступный для копепод (крупные агрегированные частицы, оседание).

В настоящее время показано, что пищевая ценность детрита зависит в большой степени от его возраста и происхождения (Павлютин, 1974, 1976). Сам факт потребления детрита животными не вызывает сомнения. При анализе литературных материалов по утилизации детрита животными поражает малое количество данных по рационам водных беспозвоночных. Это, по-видимому,

связано с методическими трудностями, возникающими при работе с детритом. Даже применение высокочувствительной изотопной методики не всегда позволяет преодолеть их. Кроме того, изотопный метод имеет ряд источников ошибок, для избежания которых приходится применять сложные методические приемы (Conover, Frensis, 1973; Tenore, 1975)

Рационы водных беспозвоночных при питании детритом (% от их массы, W)

| Вид животных                 | Вид пищи                      | C                             | Источник                  |
|------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| <i>Chironomus antracinus</i> | Детрит из частухи и кладофоры | 5—51                          | Извекова, Сорокин, 1969   |
| Пресноводные кладоцеры       | Детрит из фитопланктона       | 49—230                        | Есипова, 1971             |
| <i>Daphnia magna</i>         | Тот же                        | 30—38                         | Павлютин, Остапеня, 1976  |
| <i>Aulucomia ater</i>        | Детрит из бурых водорослей    | 48—51                         | Stuart et al., 1982       |
| Копеподы                     | Слизь кораллов                | 4—81                          | Cotfried, Roman, 1983     |
| Мизиды морские               | Тот же                        | 1—70                          |                           |
| Мизиды пресноводные          | Донные отложения              | $C = 56.66 - 1.47w + 26.07/w$ | Павлютин, Ковальчук, 1982 |
| <i>Asellus aquaticus</i>     | Листья ольхи                  | $C = 24.5w^{-0.86}$           | Данные автора             |
| 19 разных видов              | Детрит разного происхождения  | $C = 0.381w^{-0.742}$         | Cammen, 1979              |

В таблице приведена неполная выборка сведений по рационам водных беспозвоночных, относящихся к разным систематическим группам. Видно, что рационы животных при питании детритом не выходят за пределы величин, известных при потреблении ими живых источников пищи. Чаще всего это рационы взрослых животных, так сказать статистические величины. Мало известно установленных зависимостей величины рациона от массы животных и от возраста детрита. Данные таблицы отражают величины рационов при питании животных детритом в чистом виде. В природе детрит входит как один из компонентов в состав пищевых объектов водных животных.

В работе Т. В. Павловской с соавторами (1975) приведены рационы морских ракообразных, питавшихся в эксперименте смесью водорослей, бактерий, животных и детрита в равных количествах. Детрит у разных изученных видов морских ракообразных составил от 3 д 50 % от суммарного их рациона при усвояемости его от 9 до 75 %.

Таким образом, имеющиеся данные позволяют заключить, что по крайней мере молодой детрит потребляется и усваивается водными беспозвоночными даже при наличии других источников пищи.

Важными показателями пищевой ценности детрита могут служить величины приростов животных и использование ими энергии усвоенной пищи на рост. В опытах, проведенных в нашей лаборатории, было показано, что величины удельной скорости роста

$C_w$  и  $K_2$ -коэффициентов у трех видов планктонных ракообразных при потреблении ими детрита не отличались, а в некоторых случаях были выше, чем при питании 6 видами водорослей (Остапеня и др., 1968). В этих опытах в качестве аналога детрита был использован осадок из аквариумов, где культивировались дафнии. При этом имели дело с одной фиксированной стадией разложения детрита, который и в природе, и в лабораторных условиях изменяет свои качества во времени. Поскольку в природе процесс образования детрита идет постоянно, в водоеме одновременно встречаются частицы разной степени разложения (детрит разного возраста). Мы пытались смоделировать этот процесс, разлагая сетной планктон из оз. Нарочь в лаборатории в аэробных условиях при постоянной температуре в течение 54 сут, и определить зависимость коэффициента  $K_2$  у дафний от возраста детрита. Ниже показано изменение величины  $K_2$  при использовании детрита (сетного планктона оз. Нарочь) разного возраста на рост *Daphnia magna*.

| Время<br>деструкции<br>детрита,<br>сут | $K_2$ , % |
|----------------------------------------|-----------|
| 0                                      | 58.5      |
| 10                                     | 58.3      |
| 19                                     | 33.4      |
| 54                                     | 19.0      |

Как видно, величина  $K_2$  у дафний закономерно снижалась с увеличением возраста детрита с 58 до 19 %. Таким образом, даже достаточно старый детрит может использоваться дафниями на рост с эффективностью около 20 %.

Во многих работах по потреблению детрита обсуждается вопрос о соотношении пищевой ценности мертвого органического вещества и ассоциированной с ним микрофлоры. По этому вопросу существуют очень противоречивые мнения. Некоторые исследователи считают, что при потреблении детрита усваивается только ассоциированная с ним микрофлора (Fenchel, 1970; Hargrave, 1970; Vannote et al. 1980; Bianche, Levinton, 1984). Это объясняют тем, что частицы мертвого органического вещества состоят в основном из структурных полисахаридов (целлюлоза, лигнин), которые не усваиваются водными беспозвоночными. По-видимому, это утверждение может быть верно лишь для очень старого детрита. Кроме того, и целлюлоза, и лигнин разрушаются бактериями и грибами и переходят в более доступные для животных соединения.

В недавней работе Шенберга с соавторами (Schoenberg et al., 1984) установлено, что пресноводные кладоцеры *Acantholeberis curvirostris*, *Pseudosida bidentata*, *Daphnia magna* способны усваивать целлюлозу на 11.5, 2.3 и 8.8 % соответственно.

Адамс и Анджеловик (Adams, Angelovic, 1970) показали, что два вида эстуарных беспозвоночных — креветка *Paleomonetes pugio* и брюхоногий моллюск *Bittium varium* усваивает расти-

тельный детрит на 73 и 46 % соответственно. При этом креветка усваивает бактерии на 82 %, а моллюск вовсе их не усваивает. С другой стороны, Каллоу и Флетчер (Callow, Fletcher, 1972, — цит. по: Yingst, 1976) получили, что усвояемость бактерий брюхоногим моллюском *Planorbis contortus* достигает 81—92 %. Каушик и Хайнес (Kaushik, Hynes, 1971) изучали питание амфипод листьями вяза. Они показали, что рачки потребляли те листья, на которых имелся бактериальный рост, и сделали вывод об исключительном потреблении амфиподами микрофлоры, ассоциированной с разлагающимися листьями. Наряду с этим высказывается мнение, что разлагающиеся листья потребляются животными лучше свежих еще и потому, что под действием микробиальных экскретов и секретов ткань листьев становится более доступной для животных (Barlocher, Kendrick, 1975).

Боуен с соавторами (Bowen et al., 1984) рассчитал, что рыба *Prochilodus platensis*, потребляя детрит, органическое вещество в котором только на 1.5 % представлено микроорганизмами (бактерии и водоросли), должна 60 раз в сутки заполнять кишечник, чтобы ее рацион составил 1 % от массы тела, при условии, что рыба усваивает только микроорганизмы детрита. Подобные расчеты были сделаны Бакером и Брадنامом (Baker, Bradnam, 1976). Они показали, что потребляющие илы личинки *Simulium* за счет усвоения бактерий могут получить только 3.2 мкг вещества при суточной его потребности 150 мкг.

Сказанное позволяет предположить, что мертвая органическая фракция детрита абсолютно не усваивается животными лишь в редких случаях, т. е. при небольшом относительном содержании микроорганизмов в органическом веществе детрита следовало бы ожидать очень высоких величин рационов у животных, чего обычно не наблюдается (см. таблицу).

По-видимому, мертвое органическое вещество детрита в большинстве случаев усваивается животными с разной эффективностью в зависимости от происхождения и возраста детрита. Однако, судя по некоторым исследованиям, химический состав его не всегда полноценен в пищевом отношении. В работе Хейнле с соавторами (Heinle et al., 1977) показано, что копеподы *Eurytemora affinis* и *Scottolana canadensis* имеют низкую выживаемость или продуцируют мало яиц, если питаются детритом с низким содержанием бактерий. В опытах А. П. Павлютина (1980) *Daphnia magna* питались детритом разного происхождения с естественным и искусственно сниженным на 50—70 % количеством бактерий. Уменьшение количества бактерий в детрите не отражалось на соматическом росте рачков, но приводило к снижению их плодовитости. Даже при низкой пищевой полноценности детрита, если его мертвое органическое вещество усваивалось, оно служило источником углерода для животных.

Вопросы, касающиеся пищевой ценности живого и мертвого вещества в детрите, мне кажется, имеют в основном теоретический интерес, поскольку уже из определения детрита следует, что он

представляет собой комплекс живого и неживого органического вещества. При изучении потребления детрита животными и получении сравнимых данных в число характеристик детрита наряду с его происхождением, возрастом и условиями разложения обязательно должна входить количественная характеристика ассоциированной с ним микрофлоры.

## ЛИТЕРАТУРА

**Есипова М. А.** К вопросу о роли детрита в питании *Cladocera* // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. 18. С. 69—75.

**Извекова Э. И., Сорокин Ю. И.** Исследование питания личинок *Chironomus anthracinus* reitt. с помощью  $^{14}\text{C}$  // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1969. № 3. С. 33—37.

**Остапеня А. П., Павлютин А. П., Бабицкий В. А., Инкина Г. А.** Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, № 3. С. 334—342.

**Павловская Т. В., Павлютин А. П., Африкова С. Т., Царева Л. В.** Питание и трансформация энергии потребленной пищи у массовых форм тропического планктона // Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. Киев, 1975. С. 181—191.

**Павлютин А. П.** Детрит пресных вод и его пищевая ценность для пресноводных ракообразных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1974. 156 с.

**Павлютин А. П.** Пищевая ценность детрита для некоторых видов пресноводных *Cladocera* // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12, № 4. С. 15—21.

**Павлютин А. П.** Соотношение пищевой ценности живого и мертвого в детрите // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л., 1980. С. 120—124.

**Павлютин А. П., Ковальчук Т. В.** Потребление и усвоение *Neomysis lacustris* органического вещества донных отложений // Гидробиол. журн. 1982. Т. 17, № 1. С. 86—90.

**Павлютин А. П., Остапеня А. П.** Рацион и усвояемость детрита *Daphnia magna* // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1976. № 29. С. 41—44.

**Adams J. A., Steele J. H.** Shipboard experiments of the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) // Som. Contemporary studies in marine science. London, 1966. P. 19—35.

**Adams S. M., Angelovic J. W.** Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals // Chesapeake Sci. 1970. Vol. 11. P. 249—254.

**Baker J. H., Bradnam Z. A.** The role of bacteria in the nutrition of aquatic detritivores // Oecologia (Berl.). 1976. Vol. 24, N 2. P. 95—104.

**Barlocher F., Kendrick B.** Zeeaf-conditioning by microorganisms // Oecologia. 1975. Vol. 20, N 4. P. 359—362.

**Bell R. K., Ward F. I.** Incorporation of organic carbon by *Daphnia pulex* // Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15, N 5. P. 713—726.

**Bianche J. S., Levinton J. S.** The important of microalgae bacteria and particulate organic mater in the comatic grows of *Hydrobia folteni* // J. mar. Res. 1984. Vol. 42, N 2. P. 431—443.

**Bowen S. H., Bonetto A. A., Ahlgren M. O.** Microorganisms and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, *Prochilodus platensis* (Pisces Prochilodontidae) // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 5. P. 1120—1122.

**Cammen Z. M.** Ingestion rate. An empirical model for aquatic deposit feeders and detritivorous // Oecologia. 1979. Vol. 44, N 3. P. 303—310.

**Chervin M. B.** Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal Copepods // Mar. Biol. 1978. Vol. 49, N 4. P. 265—275.

- Conover R. J., Frensis V.** The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains // *Mar. Biol.* **1973**. Vol. 18, N 4. P. 277—283.
- Darnell R. M.** Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem // *Estuaries Anur Assoc. Adv. Sci.* **1967**. N 83. P. 376—382.
- Dexter R. W.** Ecological significans of the disappearance of ell-grass at Cape Ann., Massachusetts // *J. Wildlife Manag.* **1944**. Vol. 9, N 3. P. 173—176.
- Fenchel T.** Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass, *Thalassia testudinum* // *Limnol. and Oceanogr* **1970**. Vol. 15, N 1. P. 14—220.
- Gerber R. P., Marshall N.** Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll // *Limnol. and Oceanogr.* **1974**. Vol. 19, N 5. P. 815—824.
- Gotfried M., Roman M. R.** Ingestion and incorporation of coral-mucus detritus by reef zooplankton // *Mar. Biol.* **1983**. Vol. 72, N 3. P. 211—218.
- Hargrave B. T.** The utilisation of benthic microflora by *Hyaella arctica* (Amphipoda) // *J. Anim. Ecol.* **1970**. Vol. 39, N 5. P. 427—437
- Heinle D. R., Harris R. P., Ustach J. F., Flemer D. A.** Detritus as food for estuarine copepods // *Mar. Biol.* **1977**. Vol. 40, N 4. P. 341—353.
- Jensen P. B.** Valuation of Limfiord. I. Studies on the fishs food in the Limfiord 1909—1917, its quantity, variation and animal production // *Rept. Dan. Biol. Stat. Univ. Copenhagen, Denmark.* **1919**. Vol. 26. P. 1—44.
- Kaushik N. K., Hynes H. B.** The fate of the ded leaves that fall into streams // *Arch. Hydrobiol.* **1971**. Vol. 68, N 4. P. 465—515.
- Paffenhofer G. A., Harris R. P.** Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elegantus* Boeck // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **1976**. Vol. 56, N 6. P. 327—344.
- Paffenchofer G. A., Strickland J. D. H.** A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus // *Mar. Biol.* **1970**. Vol. 8, N 1. P. 97—99.
- Petersen C. G.** The sea bottom and its production of fish food. A survey of the work done in connection with the valuation of Danish waters from 1883—1917 // *Rept. Dan. Biol. Stat. Univ. Copenhagen, Denmark.* **1918**. N 25. P. 1—62.
- Poulet S. A.** Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and nonliving particles // *Mar. Biol.* **1976**. Vol. 34, N 2. P. 117—125.
- Roman M. R.** Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzshia closterium* and broun algae (*Fucus vesiculosus*) detritus // *Mar Biol.* **1977**. Vol. 42, N 2. P. 149—155.
- Schoenberg S. A., Maccublin A. E., Hodson R. E.** Cellulose digestion by freshwater microcrustacea // *Limnol. and Oceanogr.* **1984**. Vol. 29, N 5. P. 1132—1135.
- Stuart V., Field J. G., Newell R. C.** Evidence for absorbtion of kelp detritus by the ribled mussel *Aulacomga ater* using a new <sup>51</sup>Cr-labelled microsphere tchnique // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1982**. Vol. 9, N 3. P. 263—271.
- Tenore K. R.** Detrit utilization by polychaete, *Capitella Capitata* // *J. Mar. Res.* **1975**. Vol. 33, N 3. P. 261—274.
- Vannote R. Z., Minshall G. W., Cummius K. W., Sedell J. R., Cushing C. E.** The river continium concept // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* **1980**. Vol. 37, N 2. P. 130—137
- Yingst J.** The utilisation of organic matter in shallow marine sediments by an epibentic depositfeeding holoturian // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* **1976**. Vol. 23, N 1. P. 55—69.

# ПИЩЕВАЯ ЦЕННОСТЬ ДЕТРИТА ДЛЯ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ЖИВОТНЫХ

*Г. А. Печень-Финенко*

Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь

Детрит после растворимого органического вещества (РОВ) представляет вторую самую большую часть органических ресурсов океана, в котором аккумулированы запасы энергии, сравнительно медленно и разными путями вступающей в биотический круговорот. Согласно схеме потоков энергии Одума, детритная пищевая цепь служит важнейшим каналом трансформации вещества и энергии в морских и пресных водоемах.

Ранние исследования по количеству детрита в разных районах Мирового океана показали, что в открытых районах морей и океанов на долю детрита приходится 80—99 % от общей органической взвеси (Postma, 1952; Сущеня, 1961; Parsons, Strickland, 1962; Ryther, Menzel, 1965; Финенко, 1965; Сущеня, Финенко, 1966; Финенко, Заика, 1969, 1970; Финенко, Остапеня, 1971). Согласно результатам исследований, проводимых с начала 60-х гг. в Институте биологии южных морей, детрит в Черном, Средиземном, Аравийском морях и в тропической части Тихого и Атлантического океанов составляет около 90 % от общего взвешенного органического вещества. Используемый в начале исследований расчет количества детрита как разности между общей взвесью в воде и суммой фито-, зоо- и бактериопланктона из-за несовершенства методов сбора планктона, вероятно, давал несколько искаженную величину мертвой фракции взвеси. Применение новейших методик определения живой фракции по содержанию АТФ, а также зондирующих устройств с одновременным измерением ряда параметров позволило с большей точностью оценить количество мертвого органического вещества, подтвердив принципиальную правильность заключения о детрите как важнейшем структурном компоненте экосистемы (табл. 1). Детальные исследования показали неравномерность распределения детрита по вертикали и наличие значительных сезонных вариаций в его количестве (Manuels, Postma, 1974; Poulet, 1976; Lenz, 1977; Витюк, 1983).

Большое количество детрита во взвеси и незначительное относительное содержание живой фракции, не всегда способной обеспечить пищевые потребности зоопланктонных организмов в водах разной трофности, приводят исследователей к заключению, что детрит может и должен использоваться зоопланктоном в качестве пищевого материала. Большинство авторов делают этот вывод на основе косвенных данных, в частности по химическому составу детрита. Высокое содержание белков и углеводов в нем, а также наличие различных аминокислот, составляющих до 60 %



Роль детрита как структурного элемента в морских экосистемах

| Район                                                                                                                                   | Глубина, м             | % от общей взвеси |             |        | Источник                                                  |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------|-------------|--------|-----------------------------------------------------------|
|                                                                                                                                         |                        | Фитопланктон      | Гетеротрофы | Детрит |                                                           |
| Тропическая часть Атлантического океана:<br>вдоль 15-го меридиана<br>вдоль 16-й параллели<br>вдоль 5° ю. ш. и 35° з. д. у Бра-<br>зилии | 0—100                  | 0.8               | 0.6 *       | 98.6   | Сущенко, Финенко, 1966<br>Тот же<br>» »                   |
|                                                                                                                                         | Та же                  | 0.8               | 0.7 *       | 98.5   |                                                           |
|                                                                                                                                         | » »                    | 2.0               | 3.2 *       | 94.8   |                                                           |
| Черное море<br>Азовское море<br>Тихий океан                                                                                             | Эвфотная зона          | 0.2—1.0           | 5.4—20.0    | 78—95  | Финенко, Заика, 1970<br>Тот же<br>Финенко, Остапеня, 1971 |
|                                                                                                                                         | Та же                  | 5.0—10.0          | 3.3—17.0    | 80—92  |                                                           |
|                                                                                                                                         | 0—100                  | —                 | —           | 63     |                                                           |
| Балтийское море<br>Кильская бухта                                                                                                       | Перемешиваемый<br>слой | 26.7              | 32.7        | 40.6   | Lenz, 1977<br><br>Тот же                                  |
|                                                                                                                                         | Нижний слой            | 22.8              | 34.6        | 42.6   |                                                           |
|                                                                                                                                         | 5                      | 7.41              |             | 62—93  |                                                           |
| Атлантический океан<br>Бидефордская бухта<br>Южный антициклональный кру-<br>говорот                                                     | 0—100                  |                   |             |        | Roulet, 1976<br><br>Витюк, 1983<br>Тот же<br>» »          |
|                                                                                                                                         | ст. 1                  | 12.4              | 11.0 **     | 76.5   |                                                           |
|                                                                                                                                         | ст. 2                  | 0.8               | 4.8 **      | 94.3   |                                                           |
|                                                                                                                                         | ст. 3                  | 0.3               | 3.1 **      | 96.6   |                                                           |

\* Без учета бактерий.  
\*\* Без учета зоопланктона.

от общего количества белка, служат важным доводом в пользу такого заключения (Parsons, Strickland, 1962; Мельников, 1974). Наряду с химическим составом важнейшим показателем возможности потребления детрита планктонными животными представляются размеры детритных частиц. Размерный спектр их широк — от тонкодисперсных (менее 1 мкм) до крупнодисперсных частиц (до 200—500 мкм). Показано, что в океанических водах разной трофности на долю крупнодисперсной фракции (10—200 мкм), т. е. частиц, которые могут быть отфильтрованы из воды мезопланктонными организмами, приходится 15—50 % от общего органического углерода взвеси. Таким образом, около половины общего количества детрита может быть использовано фильтраторами зоопланктона (Gordon, 1970; Sheldon et al., 1972; Мельников, 1974, 1975).

Мертвое органическое вещество в водоеме претерпевает ряд достаточно сложных биологических и физико-химических превращений, среди которых важнейшая роль принадлежит микробиальной трансформации. Количество бактерий на частицах детрита, по-видимому, определяет его пищевую ценность.

Количество микроорганизмов, ассоциированных с детритом, оказалось очень переменным и не столь значительным, что послужило поводом для некоторых авторов скептически оценивать пищевую ценность детрита. Так, Веб и Померой (Wiebe, Romeo, 1972) показали, что в субтропических и антарктических водах, на коралловых рифах и в эстуариях к частицам детрита прикреплены лишь единичные экземпляры бактерий. Свыше 80 % от общего их числа находится в дисперсной форме. Еще меньше прикрепленных к детритным частицам бактерий (около 4 % от общего количества) обнаружено в Кильской бухте Балтийского моря (Zimmerman, 1975).

При большой вариабельности количества ассоциированных с детритными частицами бактерий оно, как правило, значительно ниже численности свободноживущих бактерий как в морских, так и пресноводных водоемах (Pearl, 1973; Мельников, 1974; Jost, Ballin, 1979; Kirchman, 1983; Rublee et al., 1983).

Нужно, однако, иметь в виду, что доля прикрепленных бактерий по биомассе может быть выше доли их по численности (до 50 % от всей бактериальной биомассы), так как на детритных частицах доминируют более крупные палочковидные бактерии, представляющие основную массу бактерий во взвеси (Fergüsson, Rublee, 1976; Linley, Field, 1982; Kirchman, 1983; Pedros-Alio, Brock, 1983).

Выше речь шла о количестве прикрепленных к детритным частицам бактерий по отношению к их количеству во взвеси. Масса бактерий по отношению к самой массе детритных частиц составляет 5—50 %, наиболее вероятная величина 10 % (Остапеня, 1975, 1979). Как видим, ассоциированные с детритом микроорганизмы могут составлять значительную долю от массы самих частиц, обогащая их белками и повышая пищевую ценность.

Косвенным доказательством потребления детрита планктонными животными служит обнаружение детритных частиц в больших количествах в кишечниках животных. Так, с помощью флуоресцентной микроскопии установлено, что содержимое переднего отдела кишечника копеподы *Undinula vulgaris* в водах лагуны Эниветок на 95 % состояло из детрита и только 2 % кишечного материала представляло собой хлорофилл. Значительные количества детрита обнаружены в кишечниках личинок *Oikopleura longicaudata* и *Acartia tonsa* из зал. Наррангасетт (Gerber, Marshall, 1974). Детрит составлял до 80 % рациона у последних копеподитных стадий и взрослых копепод в отдельные сезоны года в Азовском море (Студеникина, 1974).

Однако полевые наблюдения не дают необходимой информации о степени удовлетворения пищевых потребностей животных при использовании ими мертвой органической взвеси в качестве основного кормового источника. Только дополненные результатами эколого-физиологических экспериментов они позволяют судить о роли детрита в трофодинамике морских планктонных сообществ.

Прямые наблюдения и эксперименты по потреблению детрита морскими планктонными животными до сих пор немногочисленны. Интересны результаты работы Пуле (Poulet, 1976), исследовавшего в течение года выедание *Pseudocalanus minutus* живых и неживых частиц в планктоне Бидефордской бухты. На основе сравнения содержания общего углерода и АТФ во взвеси он показал, что детрит представляет собой важнейший компонент рациона животных в течение всего года. Копеподы потребляли больше неживого углерода, чем живого, независимо от сезона. В среднем доля неживого и живого углерода в их рационе составляла 71 и 29 % соответственно. В наших опытах с другим видом псевдокалянуса — *P. elongatus* из Севастопольской бухты рачки также потребляли детрит одноклеточных водорослей в сравнимых с живыми водорослями количествах (27 и 14 % от массы тела рачков в сутки соответственно) (Павловская, Печень-Финенко, 1975).

Способность потреблять детрит в сравнимых с водорослями количествах выявлена как для неритических и эстуарных видов — *Penilia avirostris*, *Paracalanus parvus*, *Acartia tonsa* (Павлова, 1967; Roman, 1977, 1984; Сорокин, 1982), так и для видов океанической пелагиали *Calanus minor*, *Pleuromamma gracilis*, *Undinula darwini* и др. (Paffenhöfer, Strickland, 1970; Петипа и др., 1974а; Павловская, Косихина, 1979; Heerkloss, 1980; Петипа, 1981). Когда животным в кратковременных опытах предлагали в качестве пищи смесь живых водорослей и свежего детрита из динофлагеллят, потребление обоих видов корма ими было практически одинаково и составляло 5.0—27.0 % от массы тела в сутки (Павловская, Косихина, 1979). Животные не только потребляли детрит, но и включали потребленное вещество в ткани тела. Относительные уровни эффективности включения в тело, например *Acartia tonsa*, были достаточно высоки и изменялись

от 10 до 45 % от количества потребленного детрита (18—55 % на водорослях *Nitzschia closterium*) (Roman, 1977).

Наряду с материалами, демонстрирующими способность планктонных животных потреблять детрит в значительных количествах, в литературе имеются и противоположные данные. Так, относительная скорость инкорпорации фито- и зоогенного детрита, т. е. отношение количества включенного углерода к содержанию его в теле, у мизиды *Neomysis mirabilis* из бухты Посьета (Японское море) и пресноводного *Diaptomus graciloides* были на порядок ниже, чем живых водорослей (Печень-Финенко, Павловская, 1975; Печень-Финенко и др., 1975) (табл. 2).

Интенсивность питания калянусов, оцененная по количеству выделенных ими в единицу времени фекальных пеллет, была в 10 раз ниже при потреблении мертвой взвеси, чем живых водорослей (Corper et al., 1974). Животные не могли поддерживать исходное содержание азота и фосфора в теле и теряли их с такой скоростью, как голодающие животные. Это свидетельствует о невозможности длительного существования популяции калянусов за счет мертвой взвеси.

Рассмотренные экспериментальные материалы, за небольшим исключением, были получены в опытах на моновидовом корме и не дают представления о значимости потребления детрита в смеси со свежей пищей в условиях свободного выбора. Это ограничение снимают исследования Т. В. Павловской с соавторами (Павловская и др., 1975; Павловская, 1979; Павловская, Аболмасова, 1981), выполненные на большом числе видов копепод из разных районов Атлантического и Индийского океанов. В этих работах с помощью балансового радиоуглеродного метода в кратковременных опытах оценены скорости потребления разных видов пищи в условиях их свободного выбора. Показано, что все изученные виды океанических копепод потребляли детрит в очень малых количествах.

Главным потребляемым ими компонентом пищевой взвеси был животный корм. Типичная картина потребления отдельных компонентов пищи разными ракообразными показана в табл. 3. Из данных таблицы видно, что даже в случаях слабого потребления детрита эффективность его усвоения оказалась сравнимой с эффективностью усвоения водорослей. По данным кратковременных экспериментов, детрит одноклеточных водорослей усваивался мизидами *Neomysis mirabilis* на 84 %, а три вида фитогенного детрита, предложенных псевдокалянусу, на 50—70 %. Все исследованные виды океанического зоопланктона усваивали детрит на 40—80 %. Эта величина очень близка к усвояемости водорослевой пищи (Павловская и др., 1975). Можно ожидать, что усвояемость детрита рачками будет зависеть от его возраста. Действительно, как показано в экспериментах с пресноводным зоопланктоном, между возрастом детрита и его усвояемостью существует обратная связь. Максимальная эффективность усвоения у рачков наблюдалась на 1-дневном детрите (75 %), детрит 4—27-суточного возраста усваивался ими на 60 %. По мере старения усвояе-

Т а б л и ц а 2

Величины «индекса накопления» у планктонных ракообразных при потреблении различных видов пищи ( $t = 18-20^{\circ}\text{C}$ )

| Вид животного                                               | Вид пищи                                                       | Часовой «индекс накопления», % | Источник                         |
|-------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|
| <i>Neomysis mirabilis</i><br>(бухта Посьета, Японское море) | Растительный детрит<br><i>Platymonas</i> + <i>Cladophora</i> ) | $1.9 \cdot 10^{-2}$            | Печень-Финенко, Павловская, 1975 |
|                                                             | Животный детрит ( <i>Gammarus</i> )                            | $5.4 \cdot 10^{-2}$            | Тот же                           |
|                                                             | Меланин                                                        | $3.0 \cdot 10^{-3}$            | » »                              |
|                                                             | <i>G. kowalevskii</i>                                          | $3.4 \cdot 10^{-1}$            | » »                              |
| <i>Diaptomus graciloides</i> (оз. Нарочь)                   | Животный детрит                                                | $1.7 \cdot 10^{-2}$            | Печень-Финенко и др., 1975       |
|                                                             | Растительный детрит из ряски                                   | $1.7 \cdot 10^{-2}$            | Тот же                           |
|                                                             | из элодеи                                                      | $1.0 \cdot 10^{-2}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Chlorella vulgaris</i>                                      | $6.0 \cdot 10^{-1}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Staurostrum</i>                                             | $5.1 \cdot 10^{-1}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Scenedesmus</i>                                             | $2.8 \cdot 10^{-1}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Tabellaria</i>                                              | $1.1 \cdot 10^{-1}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Diatoma</i>                                                 | $9.1 \cdot 10^{-2}$            | » »                              |
|                                                             | <i>Ankistrodesmus</i>                                          | $4.1 \cdot 10^{-2}$            | » »                              |
|                                                             | Бактерии                                                       | $1.0 \cdot 10^{-2}$            | » »                              |

Т а б л и ц а 3

Суточные рационы и эффективность усвоения различных видов корма планктонными ракообразными ( $t = 21^{\circ}\text{C}$ )

| Вид животных                   | Вид пищи                    | Рацион, % от массы тела | Усвояемость, % | Источник                     |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------------|----------------|------------------------------|
| <i>Scolecithrix danae</i>      | Детрит растительный         | 1.4                     | 57.0           | Павловская, Аболмасова, 1981 |
|                                | <i>Gymnodinium lanskaya</i> | 0.4                     | 50.0           | Тот же                       |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | Мелкие копеподы             | 13.2                    | 41.7           | » »                          |
|                                | Детрит                      | 3.7                     | 56.0           | » »                          |
|                                | <i>Gymnodinium</i>          | 0.4                     | 50.0           | » »                          |
|                                | Мелкие копеподы             | 57.3                    | 55.0           | » »                          |
| <i>Euchaeta marina</i>         | Детрит                      | 0.5                     | 60.0           | Павловская и др., 1975       |
|                                | <i>Gymnodinium lanskaya</i> | 6.0                     | 91.8           | Тот же                       |
|                                | Oncaeae                     | 59.0                    | 51.0           |                              |

мость снижалась и составляла лишь 14 % для детрита после 40 суток разложения (Павлютин, Остапеня, 1976; Павлютин, 1979).

Все приведенные выше экспериментальные материалы получены в кратковременных опытах, продолжительность питания животных в которых измерялась часами, иногда минутами. Хотя проведенные опыты позволяют оценить скорость потребления

**Плодовитость и скорость продукции науплиев *Scottolana canadensis* при  
потреблении ими разных видов пищи (Heinle et al., 1977)**

| Показатель                               | Водоросли,<br>$3.75 \cdot 10^4$<br>кл./мл | Детрит,<br>25 мг/л | Детрит +<br>водоросли | Морская вода,<br>отфильтрован-<br>ная через фильтр<br>с диаметром<br>пор 0.45 мкм |
|------------------------------------------|-------------------------------------------|--------------------|-----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| Среднее число яиц на ка-<br>меру         | 14.9                                      | 7.5                | 17.8                  | —                                                                                 |
| Скорость продукции<br>науплиев, экз/сут. | 1.8                                       | 0.7                | 3.5                   | —                                                                                 |
| Доля выживших за<br>20 сут, %            | 90.0                                      | 90.0               | 60.0                  | 10.0                                                                              |

детрита, особенно в сравнительном аспекте, а также его усвояемость, они недостаточны для суждения о пищевой ценности детрита, которую можно выяснить лишь при длительных экспериментах. К сожалению, экспериментов такого рода на морских планктонных животных очень немного.

Неритические и эстуарные виды *Acartia tonsa*, *Eurytemora affinis*, *Scottolana canadensis* могли существовать на детритном корме в течение 10—20 дней, однако их выживаемость и плодовитость были ниже, чем при питании водорослями (Heinle et al., 1977; Roman, 1977, 1984). Однако наиболее эффективным было питание рачков смешанной детритной и водорослевой пищей. Добавление детрита ко взвеси водорослей стимулировало потребление животными фитопланктона и значительно повышало выживаемость и скорость их продукции (табл. 4).

В приведенных выше материалах рассматривалась пищевая ценность детрита, состоящего из мертвых одно- и многоклеточных водорослей. Как правило, в опытах использовался молодой детрит (1—4 сут разложения). Максимум развития бактерий на искусственных детритных частицах наблюдался в первые трое суток (Павлютин, 1974; Heinle et al., 1977). То же оказалось справедливым и для естественного детрита. Полагая, что пищевая ценность детрита определяется в первую очередь наличием микробиоты, можно ожидать наибольшую потенциальную пищевую ценность именно таких частиц. Действительно, органическое вещество «старого» детрита, или гумуса, практически не потребляется планктонными копеподами (Петипа и др., 1974б; Печень-Финенко, Павловская, 1975).

Значительную, а часто основную долю мертвого взвешенного органического вещества в морях составляют органические агрегаты, образующие путем сорбции РОВ на границе раздела двух фаз (Riley, 1963; Riley et al., 1964, 1965). В естественных условиях эти агрегаты имеют небольшие размеры (от 5 до 60 мкм), достаточно низкую скорость оседания (0.5—0.7 м/сут) (Лисицын, 1983), высокое содержание углерода и могут рассматриваться как потенциальный источник пищи для планктонных организмов.

Способность потреблять образовавшиеся в эксперименте агрегаты показана для *Artemia salina* (Baylor, Sutcliffe, 1963) и пресноводных кладоцер (Кузнецова и др., 1984). Однако ни эффективность роста артемии, ни плодовитость *Simoccephalus* при развитии их на агрегатах не достигали значительных величин по сравнению с таковыми при питании рачков живой пищей. Предложенные в опытах рачкам *Calanus helgolandicus* естественные агрегаты ими не потреблялись (Paffenhöfer, Strickland, 1970). По-видимому, пока нет доказательств большой трофической ценности агрегатов для планктонных животных.

Таким образом, накопленные к настоящему времени материалы демонстрируют способность морских планктонных ракообразных, особенно эстуарных и неретических видов, потреблять детрит в значительных количествах. В то же время нет оснований считать его полноценным кормом, способным в течение длительного времени обеспечивать энергетические потребности животных. Роль детрита в трофодинамике планктонного сообщества сводится, очевидно, к стабилизации системы хищник—жертва. Комбинация детрита и фитопланктона как единого пищевого пула обеспечивает для планктонных организмов более постоянный источник энергии, чем каждый из компонентов в отдельности.

## ЛИТЕРАТУРА

**Витюк Д. М.** Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. Киев, 1983. 208 с.

**Кузнецова М. А., Орлова О. В., Савинов А. Б.** Агрегаты органических веществ в пресных водах и их роль в питании рачков-фильтраторов // Гидробиол. журн. 1984. № 1. С. 328.

**Лисицын А. П.** Потоки вещества и энергии в океане и их биологическое значение // Биогеохимия океана. М., 1983. С. 201—274.

**Мельников И. А.** Характеристика органических компонентов океанического сестона: Автореф. дис. . канд. биол. наук. М., 1974. 25 с.

**Мельников И. А.** Тонкодисперсная фракция взвешенного органического вещества в водах восточной части Тихого океана // Океанология. 1975. Т. 15, вып. 2. С. 266—271.

**Остапеня А. П.** Детрит и его роль в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, № 1. С. 120—121.

**Остапеня А. П.** Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 257—271.

**Павлова Е. В.** Потребление пищи и превращение энергии популяциями кладоцер в Черном море // Структура и динамика водных сообществ и популяций. 1967. Киев. С. 66—85.

**Павловская Т. В.** Возрастные особенности потребления и усвоения пищи веслоногим рачком *Euchaeta marina* // Биология моря. 1979. Вып. 49. С. 92—99.

**Павловская Т. В., Аболмасова Г. И.** Энергетический баланс у массовых видов ракообразных Индийского океана // Экология моря. 1981. Вып. 5. С. 65—75.

**Павловская Т. В., Павлютин А. П., Африкова С. Г., Царева Л. В.** Питание и трансформация энергии потребленной пищи у массовых форм тропического планктона // Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. Киев, 1975. С. 181—191.

**Павловская Т. В., Печень-Финенко Г. А.** Сравнительная оценка роли живого и мертвого органического вещества в питании *Pseudocalanus elongatus* (Boeck) // Биология моря. 1975. Вып. 34. С. 65—70.



**Павловская Т. В., Косихина О. В.** Баланс энергии у массовых видов копепод южно-атлантического антициклонального круговорота // Биология моря. 1979. Вып. 49. С. 102—106.

**Павлютин А. П.** Детрит пресных вод и его пищевая ценность для пресноводных ракообразных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1974. 21 с.

**Павлютин А. П.** Пищевая ценность детрита для водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 106—113.

**Павлютин А. П., Остапеня А. П.** Рацион и усвояемость пищи *Daphnia magna* при питании детритом // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1976. Вып. 29. С. 41—43.

**Петипа Т. С.** Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев, 1981. 242 с.

**Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И.** Роль детрита и гумуса в питании и балансе энергии веслоногого рачка *Undinula darwini* // Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974а. С. 153—160.

**Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И.** Питание и баланс энергии у тропических копепод // Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974б. С. 136—152.

**Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В.** Сравнительная оценка роли детрита и водорослей в питании мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky) // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, № 2. С. 39—44.

**Печень-Финенко Г. А., Остапеня А. П., Бабицкий В. А., Савельева Е. Б.** Потребление и использование пищи *Eudiaptomus graciloides* (Lill) в зимних условиях // Экология. 1975. № 1. С. 21—25.

**Сорокин Ю. И.** Черное море. М., 1982. 216 с.

**Студеникина Е. И.** Состав пищи и трофическая структура сообщества планктонных гетеротрофов в Азовском море // Тр. ВНИИ морск. рыб. хоз-ва и океанографии. 1974. Т. 103. С. 87—94.

**Сущенко Л. М.** Некоторые данные о количестве сестона в водах Эгейского, Ионического и Адриатического морей // Океанология. 1961. Т. 1, вып. 4. С. 664—669.

**Сущенко Л. М., Финенко З. З.** Содержание взвешенного органического вещества в водах тропической Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами // Океанология. 1966. Т. 6, вып. 5. С. 835—847.

**Финенко З. З.** Содержание органического вещества в сестоне Черного и Азовского морей // Исследование планктона Черного и Азовского морей. Киев, 1965. С. 12—16.

**Финенко З. З., Заика В. Е.** Содержание взвешенного органического вещества в водах Аравийского моря // Океанология. 1969. Т. 19, вып. 4. С. 619—624.

**(Финенко З. З., Заика В. Е.) Finenko Z. Z., Zaika V. E.** Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea // Mar. Food Chains, Oliver and Boyd, Edinburg. 1970. P. 32—44.

**Финенко З. З., Остапеня А. П.** Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного полушария Тихого океана М., 1971. С. 241—250.

**Baylor E. R., Sutcliffe W. H.** Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 8, N 4. P. 365—371.

**Corner E. D. S., Head R. N., Lilvington C. C., Marshall S. M.** On the nutrition and metabolism of zooplankton. IX. Studies relating to the nutrition of overwintering *Calanus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1974. Vol. 54, N 2. P. 319—331.

**Fergüsson R. L., Rublee P.** Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton // Limnol. and Oceanogr. 1976. Vol. 21, N 2. P. 141—145.

**Gerber R. P., Marshall N.** Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetock Atoll // Limnol. and Oceanogr. 1974. Vol. 19, N 5. P. 815—824.

**Gordon D. C.** A microscopic study of organic particles in the North Atlantic Ocean // Deep-Sea Res. 1970. Vol. 17, N 1. P. 175—185.

**Heerkloss R.** Bestimmung der Aufnahme und Assimilation von Nahrung bei Copepoden des Schwarzen Meeres // Bioproduct des Pelagials im Schwarzen Meer W.-Pieck-Univ. Rostock, 1980. S. 67—74.

**Heinle O. R., Harris R. P., Ustach G. F. and Flemer D. S.** Detritus as food for estuarine copepods // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **1977**. Vol. 40, N 4. P. 341—353.

**Jost G., Ballin G.** Bestimmung der Bakterienzahl und Abschätzung der Bakterienbiomasse in der Darss-Zingster Boddenkette // *Wiss. Ztschr. W.-Pieck- Univ. Rostock, Math.-naturwiss. R.* **1979**. Bd 28, N 4—5. S. 87—89.

**Kirchman D.** The production of bacteria attached to particles suspended in a freshwater pond // *Limnol. and Oceanogr.* **1983**. Vol. 28, N 5. P. 858—872.

**Lenz J.** On detritus as a food source for pelagic filter-feeders // *Mar. Biol.* **1977**. Vol. 41, N 1. P. 39—48.

**Linley E. A. S., Field J. L.** The nature and ecological significance of bacterial aggregation in a nearshore upwelling ecosystem // *Estuarine, Coast and Shelf Sci.* **1982**. Vol. 14, N 1. P. 1—11.

**Manuels M. W., H. Postma.** Measurements of ATP and organic carbon in suspended matter of the Dutch Wadden Sea // *Neth. J. Sea Res.* **1974**. Vol. 8, N 2—3. P. 292—311.

**Paffenhöfer G. A., Strickland J. D. H.** A note of the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus // *Mar. Biol.* **1970**. Vol. 5, N 2. P. 97—99.

**Parsons T. R., Strickland J. D. H.** Oceanic detritus // *Science*. **1962**. Vol. 136, N 3513. P. 313—314.

**Pearl H. W.** Detritus in lake Tahoe: structural modification by attacked microflora // *Science*. **1973**. Vol. 180, N 4085. P. 496—498.

**Pedros-Alio C., Brock T. D.** The importance of attachment to particles for planktonic bacteria // *Arch. Hydrobiol.* **1983**. Vol. 98, N 3. P. 354—379.

**Postma H.** Hydrography of the Dutch Waddensea. A study of the relations between water movement, the transport of suspended materials and the production of organic matter // *Arch. Neth. Zool.* **1952**. Vol. 10, N 4. P. 405—512.

**Poulet S. A.** Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles // *Mar. Biol.* **1976**. Vol. 34, N 2. P. 117—125.

**Riley G. A.** Organic aggregates in seawater and the dynamics of their formation and utilisation // *Limnol. and Oceanogr.* **1963**. Vol. 8, N 4. P. 372—381.

**Riley G. A., Wangersky P. J., Hemert D. V.** Organic aggregates in tropical and subtropical surface waters of the north Atlantic Ocean // *Limnol. and Oceanogr.* **1964**. Vol. 9, N 4. P. 546—551.

**Riley G. A., Hemert D. V., Wangersky P. J.** Organic aggregates in surface and deep waters of the Sargasso Sea // *Limnol. and Oceanogr.* **1965**. Vol. 10, N 3. P. 354—363.

**Roman M. R.** Feeding of the copepod *Acartia tonsa* on the diatom *Nitzschia closterium* and brown algae (*Fucus vesiculosus*) detritus // *Mar. Biol.* **1977**. Vol. 42, N 2. P. 149—157.

**Roman M. R.** Utilization of detritus by the copepod *Acartia tonsa* // *Limnol. and Oceanogr.* **1984**. Vol. 29, N 5. P. 949—959.

**Rublee P. A., Merkel S. M., Faust M. A.** Nutrient flux in the Rhode River: Tidal transport of microorganisms in brakish marshes // *Estuarine, Coast and Shelf Sci.* **1983**. Vol. 17, N 6. P. 669—680.

**Ryther J. H., Menzel D. W.** On the production, composition and distribution of organic matter in the Western Arabian Sea // *Deep-Sea Res.* **1965**. Vol. 12, N 2. P. 199—209.

**Sheldon R. W., Prakash A., Sutcliffe W. H.** The size distribution of particles in the ocean // *Limnol. and Oceanogr.* **1972**. Vol. 17, N 3. P. 327—340.

**Wiebe C., Pomeroy G. A.** Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study: Proc. I. B. P. UNESCO Sympos. // *Met. Ist. Ital. Idrobiol.* **1972**. Suppl. P. 325—352.

**Zimmerman R.** Entwicklung und Anwendung von fluoreszenztrastelektromikroskopischen Methoden zur Ermittlung der Bakterienmenge in Wasserproben. Kiel, **1975**. 176 S.

# МЕТОД ОЦЕНКИ ИНТЕНСИВНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ ФОСФОРА ПЛАНКТОНОМ

А. А. Умнов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Скорость включения минерального фосфора в биотический круговорот представляется одной из существенных характеристик функционирования экосистем. Наибольшее распространение для ее измерения получил изотопный метод (Сорокин, Вышкварцев, 1974; Taft et al., 1975; Harrison et al., 1977). Достоинство этого метода — в его высокой чувствительности. Однако, так как скорость оборота фосфора очень высока, часть потребленного фосфора за время экспозиции успевает снова выделиться в среду (Пархоменко и др., 1983). Для расчета скорости потребления минерального фосфора используется формула

$$P = (\Phi^*/\Delta t) / \Omega (f/f'), \quad (1)$$

где  $P$  — скорость потребления неорганического фосфора (мкг  $P$  / (л · ч)),  $\Phi^*$  — активность накопленного в планктоне за время экспозиции радиоактивного изотопа фосфора имп./мин,  $f'$  — общая активность изотопа фосфора в опыте (имп. / (мин · л)),  $f$  — содержание минерального фосфора в воде (мкг/л),  $\Delta t$  — время экспозиции (ч),  $\Omega$  — объем пробы (л).

Уравнение (1) не учитывает выделение потребленного фосфора за время экспозиции и поэтому приводит к занижению скорости потребления.

Для того чтобы учесть особенности круговорота фосфора в водоемах, была построена математическая модель этого процесса, на основе которой разработан метод расчета скорости потребления фосфора по данным о накоплении изотопа фосфора в планктоне. Блок-схема представлена на рис. 1. При моделировании было принято, что участие нерадиоактивного и радиоактивного изотопов фосфора в метаболизме планктона одинаково, т. е. потребление радиоактивного фосфора пропорционально  $f'/f$ , а выделение пропорционально  $\Phi^*/\Phi$ , где  $f'$ ,  $f$  — концентрации радиоактивного и нерадиоактивного фосфора в воде, а  $\Phi^*$ ,  $\Phi$  — соответственно в пробе. Следовательно, изменение концентрации радиоактивного фосфора в планктоне ( $d\Phi^*/dt$ ) равно

$$d\Phi^*/dt = V_+ (f'/f) - V_- (\Phi^*/\Phi), \quad (2)$$

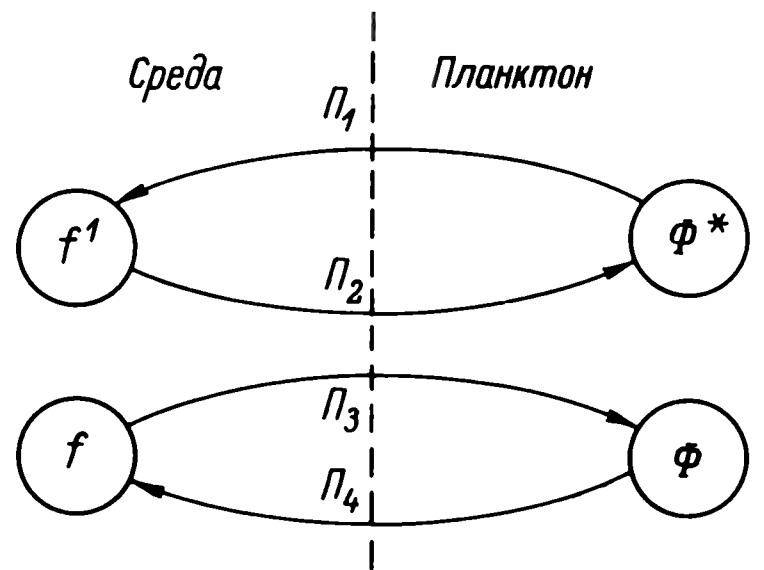
где  $V_+$ ,  $V_-$  — соответственно скорости потребления и выделения фосфора в пробе планктона единичного объема.

Для удобства дальнейшего изложения введем две величины:  $\tau_{cp}$  — время оборота фосфора через среду, численно равное отношению концентрации фосфора в воде к скорости его потребления

$$\tau_{cp} = f/V_+,$$

Рис. 1. Блок-схема потоков фосфора.

$f, f'$  — пулы нерадиоактивного и радиоактивного фосфора в воде;  $\Phi, \Phi^*$  — то же в планктоне. Поток  $P_2$  пропорционален потоку  $P_3$  с коэффициентом пропорциональности, равным  $f'/f$ , а поток  $P_1$  — потоку  $P_4$  с коэффициентом  $\Phi^*/\Phi$ .



и  $\tau_{пл}$  — время оборота фосфора через планктон, численно равное отношению концентрации фосфора в планктоне к скорости его выделения

$$\tau_{пл} = \Phi / V_-.$$

Через введенные величины скорости потребления и выделения фосфора можно записать

$$V_+ = f'/\tau_{ср}; \quad V_- = \Phi/\tau_{пл}.$$

В новых обозначениях уравнение (2) преобразуется и имеет вид

$$d\Phi^*/dt = (f/\tau_{ср})(f'/f) - (\Phi/\tau_{пл})(\Phi^*/\Phi) = (f'/\tau_{ср}) - (\Phi^*/\tau_{пл}). \quad (3)$$

Для удобства записи введем обозначения:  $a$  — скорость накопления радиоактивного изотопа пробой единичного объема, равная

$$a \equiv V_+ (f'/f) = f'/\tau_{ср}; \quad (4)$$

$L$  — равновесное количество накопленного изотопа пробой единичного объема, равное

$$L \equiv a\tau_{пл} = f'(\tau_{пл}/\tau_{ср}). \quad (5)$$

Тогда  $V_+$  будет равна

$$V_+ = a(f/f').$$

Если же скорость поглощения радиоактивного фосфора  $a'$  определялась по пробе объема  $\Omega$ , то  $a = a'/\Omega$  и, следовательно,

$$P \equiv V_+ = (a'/\Omega)(f/f'). \quad (6)$$

Отличие (1) и (6) в том, что скорость накопления радиоактивного изотопа  $a$  в (1) оценивается через отношение накопленной «метки»  $\Phi^*$  к длительности экспозиции  $\Delta t$ , т. е.

$$a \approx \Phi^*/\Delta t. \quad (7)$$

Это верно лишь при отсутствии выделения радиоактивного фосфора планктоном. При принятых обозначениях решение уравнения (3) будет

$$\Phi^*(t) = L(1 - \exp(-t/\tau_{пл})). \quad (8)$$

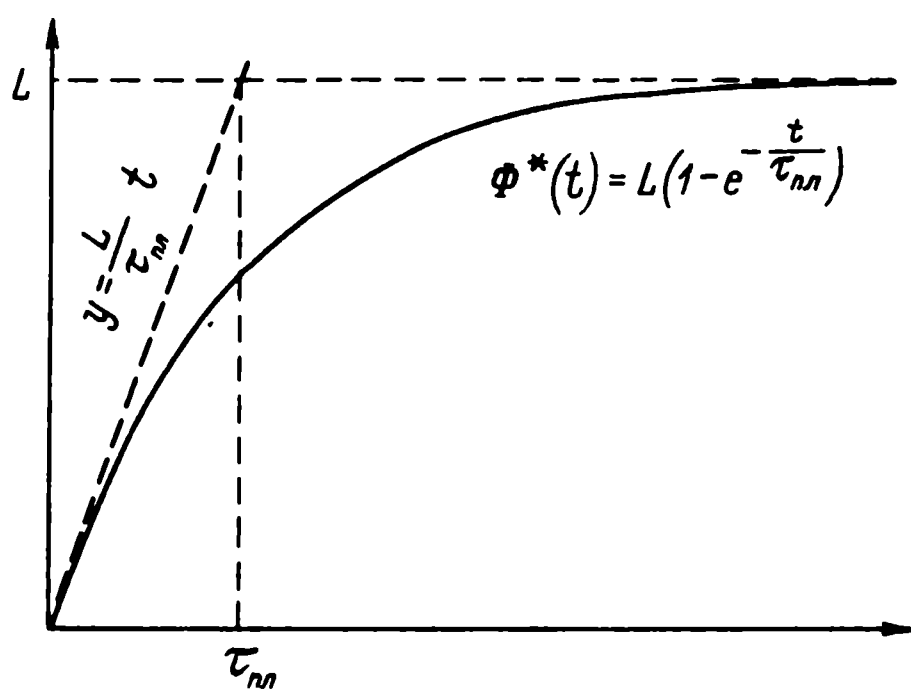


Рис. 2. Характер зависимости накопления радиоактивного изотопа планктоном (сплошная кривая)

Прерывистой линией показано, как происходило бы накопление радиоактивного изотопа, если бы он не участвовал в метаболизме планктона.

Вид функции, описываемой уравнением (8), представлен на рис. 2. Из рисунка видно, что скорость накопления импульсов максимальна в начальный момент времени, когда концентрация радиоактивного изотопа в планктоне незначительна и, следовательно, незначительно выделение его из организмов планктона. Численно скорость накопления «метки»  $a$  равна тангенсу угла наклона касательной к функции  $\Phi^*(t)$  в начальный момент времени:

$$a \equiv f' / \tau_{\text{ср}} = L / \tau_{\text{пл}}. \quad (9)$$

Таким образом, согласно (6), через найденные из регрессионного уравнения параметры  $L$  и  $\tau_{\text{пл}}$  скорость поглощения неорганического фосфора планктоном может быть записана как

$$P \equiv V_+ = (L / \tau_{\text{пл}}) / \Omega(f/f'). \quad (10)$$

Зная численные значения  $L$  и  $\tau_{\text{пл}}$ , можно найти значение времени оборота фосфора. Из уравнения (9) следует, что  $\tau_{\text{ср}}$  равно

$$\tau_{\text{ср}} = (\tau_{\text{пл}} / L) f' = f' / a. \quad (11)$$

Таким образом, учитывая все вышесказанное, мы рекомендуем вычислять время оборота фосфора и скорость его потребления планктоном через значения параметров  $L$  и  $\tau_{\text{пл}}$  по уравнениям (10) и (11).

Для оценки параметров  $L$  и  $\tau_{\text{пл}}$  целесообразно использовать полученное из теоретических представлений уравнение (8), позволяющее построить регрессию количества накопленного в планктоне радиоактивного изотопа фосфора  $\Phi^*$  от времени экспозиции  $t$ . Для отыскания параметров  $L$  и  $\tau_{\text{пл}}$  регрессионного уравнения воспользуемся следующим методом.

Пусть дана таблица экспериментальных данных  $(t_i, y_i)$ , где  $i = 1, 2, 3, \dots, n$ ;  $y_i$  — величина накопленной «метки» за время экспозиции  $t_i$ ;  $n$  — число экспериментов. Оценим дисперсию отклонения экспериментальных данных от теоретической кривой ( $S$ ):

$$S = 1/n \sum_{i=1}^n [y_i - L(1 - \exp(-t_i/\tau_{\text{пл}}))]^2 \quad (12)$$

Целесообразно взять такие значения параметров  $L$  и  $\tau_{пл}$ , которые минимизируют величину дисперсии  $S$ , т. е.

$$S(L, \tau_{пл}) \xrightarrow{\text{по } L, \tau_{пл}} \min.$$

Минимальное значение функции  $S(L, \tau_{пл})$  достигается при выполнении следующих условий:

$$\left. \begin{aligned} dS(L, \tau_{пл})/dL &= 0 \\ dS(L, \tau_{пл})/d\tau_{пл} &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (13)$$

т. е. значения параметров  $L$  и  $\tau_{пл}$ , минимизирующих функцию  $S(L, \tau_{пл})$ , представляют собой корни следующей системы уравнений:

$$\sum_{i=1}^n [(y_i - L(1 - \exp(-t_i/\tau_{пл})))(1 - \exp(-t_i/\tau_{пл}))] = 0, \quad (14)$$

$$\sum_{i=1}^n [(y_i - L(1 - \exp(-t_i/\tau_{пл})))(Lt_i \exp(-t_i/\tau_{пл}))] = 0. \quad (15)$$

Из уравнения (14) получаем

$$L = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i(1 - \exp(-t_i/\tau_{пл})))}{\sum_{i=1}^n (1 - \exp(-t_i/\tau_{пл}))^2}.$$

Подставляя значения  $L$  в уравнение (15), получаем одно трансцендентное уравнение относительно параметра  $\tau_{пл}$ . Для решения таких уравнений существуют достаточно хорошо разработанные численные методы (Форсайт и др., 1980).

Ниже проиллюстрировано использование предложенного метода оценки параметров  $L$  и  $\tau_{пл}$  и, следовательно, оценки интенсивности потребления фосфора планктоном (см. также рис. 3).

| Время<br>экспозиции,<br>мин | Расчетное значение<br>накопленной<br>активности в пробе,<br>имп./мин | Экспериментальное<br>значение накопленной<br>активности в пробе,<br>имп./мин |
|-----------------------------|----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
| 1                           | 30                                                                   | 146                                                                          |
| 2                           | 63                                                                   | 153                                                                          |
| 5                           | 146                                                                  | 181                                                                          |
| 10                          | 280                                                                  | 270                                                                          |
| 20                          | 519                                                                  | 584                                                                          |
| 60                          | 1163                                                                 | 1032                                                                         |
| 120                         | 1598                                                                 | 1705                                                                         |
| 240                         | 1821                                                                 | 1786                                                                         |

Объем пробы был равен 25 мл, концентрация минерального фосфора в воде 5 мкг/л, общая радиоактивность минерального фосфора в воде 48 000 имп./л за минуту счета.

В результате решения задачи минимизации функции  $S(L, \tau_{пл})$  получены следующие значения параметров регрессионного уравнения (6):  $L = 1858$  имп. в пробе за минуту счета;  $\tau_{пл} = 61$  мин. Следовательно, скорость «накопления импульсов» пробой равна

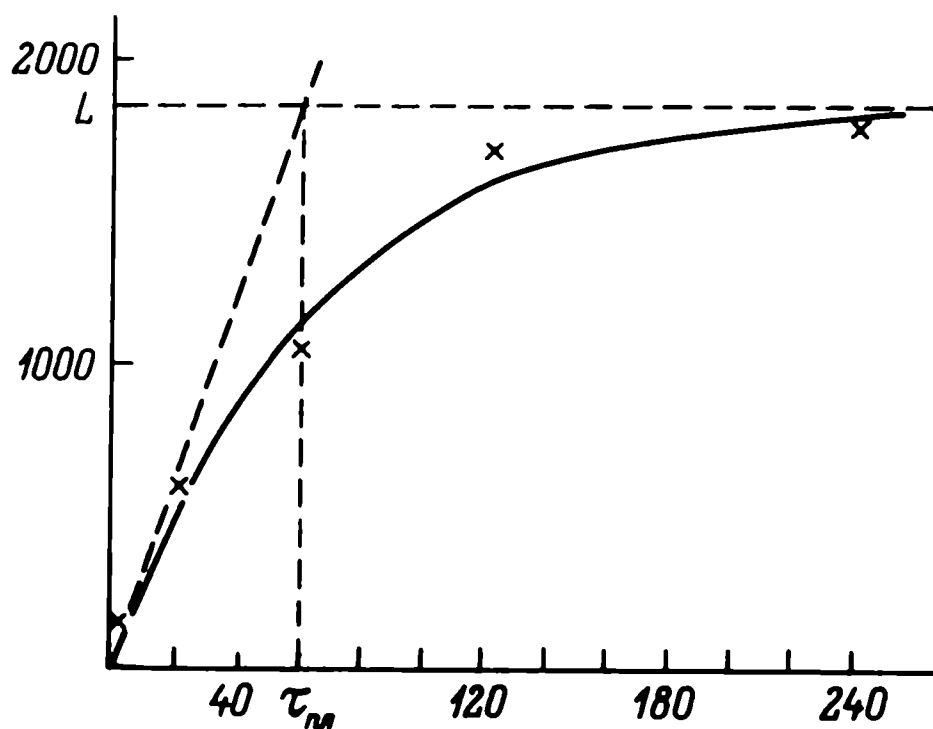


Рис. 3. Накопление радиоактивного изотопа планктоном. Экспериментальные данные обозначены символом  $x$ .

Сплошной линией показана регрессионная кривая. По осям значками  $L$  и  $\tau_{пл}$  указаны значения параметров уравнения регрессии. Остальные обозначения как на рис. 2.

$a' = L/\tau_{пл} = 30.46$ , а скорость «накопления импульсов» пробой единичного объема —  $a = a'/\Omega = 1218$ . Значит, скорость потребления минерального фосфора планктоном  $V_+$  составит

$$V_+ = a (f/f') = 1218 \cdot 5/48\,000 = 0.13 \text{ мкг/(л} \cdot \text{мин)}.$$

Время оборота фосфора через среду  $\tau_{ср}$

$$\tau_{ср} = f'/a = 48\,000/1218 = 40 \text{ мин.}$$

Таким образом, разработанный на основе математической модели метод позволяет оценить скорость потребления минерального фосфора планктоном и время оборота фосфора через среду и планктон. Преимущество предложенного метода в том, что он при оценке параметров опирается на статистическую обработку экспериментальных данных и, следовательно, позволяет уменьшить влияние ошибок в исходных данных на точность расчетов.

## ЛИТЕРАТУРА

Пархоменко А. В., Финенко З. З., Егоров В. Н. Особенности определения поглощения неорганического фосфора микропланктоном в олиготрофных водах с применением радиоизотопного индикатора // Экология моря. 1983. Вып. 13. С. 18—22.

Сорокин Ю. И., Вышкварцев Д. И. Исследование потребления минерального фосфора планктонным сообществом тропических вод // Океанология. 1974. Т. 14, вып. 4. С. 688—692.

Форсайт Дж., Малькольм М., Моулер К. Машинные методы математических вычислений. М., 1980. с. 280.

Harrison W. C., Azam F., Renger E. H., Epplly R. H. Some experiments on phosphate assimilation by coastal marine plankton // Mar. Biol. 1977. Vol. 40, N 1. P. 9—18.

Taft J. L., Taylor W. R., McCarthy J. Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in the Chesapeake Bay estuary, USA / Mar Biol. 1975. Vol. 33, N 1 P. 21—32.



# ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ КАК РЕГУЛЯТОР СКОРОСТИ ПИТАНИЯ И ПРОДУЦИРОВАНИЯ КОЛОВРАТОК

*Г. А. Галковская*

Институт зоологии АН БССР, Минск

Известны факты огромных кратковременных всплесков численности коловраток на фоне катастрофического падения численности и биомассы водорослей наннопланктона (Dieffenbach, Sachse, 1911; Pennington, 1942; Pennak, 1946; Ito, 1955; Ito, Iwai, 1957). Это дает основание предположить, что при большой численности коловратки могут являться основными регуляторами продуцирования наннопланктона. С другой стороны, для естественных популяций коловраток характерна высокая частота повторяемости подъемов и спадов численности. При этом большие перепады численности в течение короткого времени свойственны не только популяциям коловраток из прудов и временных водоемов, но и из крупных озерных водоемов. Поэтому особое значение приобретает вопрос о плотностной зависимости фильтрации у коловраток, т. е. о том, как влияет плотность животных в единице объема на фильтрационную активность отдельной особи и рост численности популяции.

Метаболическое значение эффекта плотности многократно показано на примере популяций позвоночных животных (Шварц и др., 1976). Однако при гидробиологических исследованиях эффект плотности животных практически не учитывался. Лишь в последнее время (Хайлов, Попов, 1983) обращено внимание на возможность его влияния и появились практические подтверждения этому. Так, на бактериях было показано (Драбкова, 1981), что с увеличением плотности популяций уменьшается скорость деления клеток, меняется интенсивность их дыхания, снижаются  $P/V$ -коэффициент и средний размер клеток в популяции. Трудность выделения эффекта плотности состоит в том, что возможна накладка двух эффектов: плотности животных и пищевой обеспеченности. Поэтому при определении рационов животных важно знать и количество пищи, приходящееся на каждую особь в этом объеме. Это обычно не учитывается экспериментаторами, так как многие из них, рассчитывая рационы животных по разнице концентрации пищи в контрольных и опытных склянках, получали достоверные различия в пределах заранее оговоренных норм возможного уменьшения концентрации пищи за время опыта (не более 30 %). Это достигалось путем изменения продолжительности опыта и плотности посадки животных. Выполненный недавно множественный регрессионный анализ всех опубликованных данных по скорости питания и скорости фильтрации планктонных ракообразных (Peters, Downing, 1984) показал зависимость этих величин от плотности и продолжительности опыта. В целом для кладоцера скорость потребления пищи ( $y$ , мкг

сырой массы/экз • сут) зависела от массы особи ( $w$ , сухая масса, мкг;  $S$  — доля сухой массы в сырой), объема пищевой частицы ( $R$ , мкм<sup>3</sup>), температуры ( $T$ , °C), объема воды, приходящейся на одну особь ( $C_a$ , мл). Общее уравнение этой зависимости имело вид

$$\log y = -1.343 + 0.486 \log S + 0.587 \log w + \\ + 0.014C_a + 0.165 (\log R)^2 + 0.887 \log R + 0.027 T$$

Приведенное уравнение интересно тем, что оно отражает обусловленность скорости питания широким спектром факторов, в том числе и объемом воды, приходящимся на 1 особь. Значимость всех этих факторов несомненна и для коловраток.

Как уже указывалось, изучение эффекта плотности правомерно лишь при условиях равной обеспеченности пищей каждой особи. По данным Винберга (1981), зависящие от плотности факторы только в монокультуре определяются плотностью популяции одного вида. В условиях многофакторности естественных систем эту плотностную зависимость крайне трудно выявить. В последних работах постоянно подчеркивается (Гиляров, 1985), что конкуренция за пищу между зоопланктерами играет важную роль в формировании структуры планктонного сообщества, однако пока нет убедительных фактов, доказывающих ее существование. Нет и данных, которые позволили бы установить, при каком уровне обеспеченности пищей конкуренция становится значимой.

В свете сказанного особый интерес приобретает выявление закономерностей питания и продуцирования животных с учетом плотностных соотношений потребителя и субстрата прежде всего в монокультуре, что позволит представить характер зависимости, изучить размах возможных изменений ее параметров. Исследования в этом направлении могут быть полезными и для понимания происходящих в водоеме процессов. По крайней мере они позволяют определять плотностные соотношения субстрата и потребителя, которые при прочих равных условиях обеспечивают его максимальный рацион, максимальную эффективность использования им потребленной пищи на рост.

Количественная сторона питания коловраток изучалась многими авторами при использовании в качестве пищи монокультур водорослей (Эрман, 1956; Галковская, 1963; Halbach, Halbach-Keup, 1974) и естественного фитопланктона (Bogdan et al., 1980; Starkweather, Bogdan, 1980; Gilbert, Bogdan, 1981; Bogdan, Gilbert, 1982).

При смешанном виде корма (естественный фитопланктон) доказана непропорциональность потребления пищевых частиц их концентрации в среде, а также и то, что при наличии избирательности питания величина облавливаемого объема коловратками определяется предварительными условиями трофической адаптации к качеству и количеству пищи (Starkweather, Gilbert, 1977).

Коловратки, которые питаются путем захвата мастаксом

частиц, поступающих через ротовое отверстие и приносимых центробежным током воды, сильно различаются между собой по мощности потока и его скорости из-за больших отличий в ресничном вооружении оральных полей, создающих этот поток. Это должно приводить также к различиям в величинах облавливаемых объемов и рационов.

Для типичных озерных коловраток родов *Polyarthra*, *Keratella*, *Kellicottia* величина облавливаемого объема находится в пределах от 0.1—0.3 до 9.0 мкл/(экз. • ч). Существует предположение, что высокие концентрации корма (субстрата) оказывают ингибирующее действие на коловраток (Bogdan, Gilbert, 1982). Однако анализа этого влияния, т. е. уменьшения облавливаемого объема с увеличением концентрации корма с точки зрения полезности для особи и популяции, никто не проводил.

Изучение закономерностей питания нами проведено на коловратках *Brachionus calyciflorus* при использовании в качестве корма водоросли *Chlorella* sp. В широком диапазоне концентраций водорослей и температуры изучены динамика рациона у животных, эффективность использования ими пищи на рост в кратковременных опытах и при выращивании экспериментальных популяций.

Коловратки *B. calyciflorus* по способу питания относятся к так называемым образователям водоворота («vortex maker», — Wulfert, 1956). В отличие от планктонных рачков-фильтраторов, имеющих специальный фильтрационный аппарат, образуемый щетинками плавательных ног, брахионусы потребляют пищу, подаваемую при помощи водоворота, которая способна попасть в ротовое отверстие. В последнее время (Starkweather, Gilbert, 1977) обнаружены экологические ответные реакции на пищу разного качества, выражающиеся в изменении ориентации циррусов псевдотрохуса. Значимость этих реакций в потреблении пищи коловратками пока не определена. Создаваемый коловращательным движением ресничного аппарата нисходящий поток жидкости несет в пищеварительный тракт все частицы, способные пройти через ротовое отверстие. У изученных нами коловраток рода *Brachionus* эти частицы перемалываются «жерновами» ункусов и поступают в желудок.

Имеющиеся в литературе данные о скорости потребления пищи коловратками, величине облавливаемого ими объема воды были получены в кратковременных опытах. Они проводились радиоуглеродным методом, чаще методом экспонирования животных в течение некоторого времени во взвеси водорослей с заданной концентрацией с последующим определением скорости питания по разнице концентрации пищи в начале и конце опыта. Количественная сторона питания коловраток изучалась только в связи с концентрацией пищи в единице объема воды и никогда не анализировалась в связи с соотношением концентраций коловраток и водорослей. Длительные эксперименты по выращиванию коловраток на пищевых взвесях разной концентрации немногочисленны. Крайне слабо изучена температурная зависимость

питания коловраток, сведения по питанию коловраток при температурах выше 28 °С отсутствуют вообще.

Величина облавливаемого объема коловратками *Brachionus* при концентрации *Lagerheimia ciliata* от 2 до 60 мг/л сырой массы и температуре 18—20 °С, изменялась, по данным разных авторов, от 1.3 до 13.3 мкл/(экз. • ч). В сравнении с хлореллой это составляет около 0.5—0.6 млн. кл./мл. Примерно такие же значения приводятся и для других видов коловраток. Максимальный рацион *B. calyciflorus* при питании *Scenedesmus obliquus* составляет 3000 кл./ (экз. • ч) (концентрация 1.5 млн. кл./мл) (Галковская, 1963). Пурьо (Pougriot, 1977), анализируя литературные данные, пришел к выводу, что в диапазоне температур 20—25 °С максимальный рацион для коловраток рода *Brachionus* находится в пределах от 1000 до 4000 кл./ (экз. • ч). В последнее время (Duncan, 1984) появились данные о рационе *B. calyciflorus* на естественном сестоне при температурах 26—28 °С. Концентрация пищи в опытах не превышала 8.4 мкг С/мл, индивидуальная масса брахионуса — 0.474 мкг сухой массы, или 0.246 мкг С, отношение суточного рациона к массе коловратки изменялось от 14.3 до 33.5. Если использовать существующие инверсии, легко показать, что такая концентрация пищи, выраженная в углероде, идентична в наших условиях концентрации хлореллы порядка 2.7 млн. кл./мл, рацион — 1—16 млн. кл./сут. Данкан и Галати (Duncan, Gulati, 1983) на основании данных Стаквезера (Starkweather, 1980) показали, что критическая концентрация пищи зависит от размера частиц, и установили обратную лог-линейную зависимость между критической концентрацией пищи и размером пищевой частицы. Две линии регрессии пересеклись в точке, соответствующей размеру клетки в 1000 мкм<sup>3</sup> и концентрации 10<sup>4</sup> кл./мл. С уменьшением размера клеток критическая концентрация увеличивается. По Стаквезеру (Starkweather, 1980), критический уровень составляет 100 мкг сухой массы/мл. При пересчете на хлореллу это составит примерно 16 млн. кл./мл. По данным Данкан (Duncan, 1984), в тропическом ирригационном водохранилище для 6 из 7 доминирующих видов водорослей критическая концентрация уменьшалась от 7 до 2 мкг С/мл при возрастании объема водорослевых клеток от 405 до 1005 мкм<sup>3</sup>.

Нами было изучено потребление *Chlorella* sp. коловраткой *B. calyciflorus* в диапазоне концентраций от 1 до 200 млн. кл./мл при температурах 20, 25, 30, 35, 37 и 39 °С. Применен широко известный метод экспонирования животных в пищевой взвеси разной концентрации. В зависимости от температуры время экспозиции изменяли от 2 до 8 ч. Животных вносили в склянку объемным методом. При этом объем жидкости, с которым вносили животных, был всегда одинаков, разные плотности достигались разной степенью предварительного сгущения животных. Объем склянок в кратковременных опытах составлял 20 мл, в опытах с растущими популяциями 200 мл. Все опыты проводили в трехкратной повторности в темноте.

Первая серия опытов выполнена при одинаковой начальной плотности коловраток около 50 экз./мл. Потребление водорослей за время опыта не превышало 30 % от их начальной концентрации.

Во второй серии опытов была предпринята попытка оценить потребление пищи непосредственно в растущих популяциях при одинаково задаваемом количестве корма. Его определяли на основании данных, получаемых в результате учета концентраций коловраток и водорослей через определенные интервалы времени в растущих культурах. В ходе опытов через каждые 3—4 ч производили механическое перемешивание воды в опытных и контрольных склянках.

Третью, самую большую по объему материала серию опытов проводили в диапазоне указанных концентраций и при создании разной пищевой обеспеченности путем подбора различного соотношения плотностей коловраток и водорослей. При этом время экспозиции в диапазоне исследуемых температур было одинаковым и составляло 4—6 ч.

Проведена специальная оценка сухой массы коловраток и ее доли от сырой массы с использованием широко известных в гидро-биологии приемов. Количество взвешиваемых коловраток определяли объемным методом, оно составляло не менее 30 тыс. в навеске. Взвешивание проводили в тарированных чашках из фольги. Навеску, предварительно обсушенную на кусочке мельничного сита с помощью фильтровальной бумаги до исчезновения сырого пятна, переносили в тарированную чашку и взвешивали. Затем навеску высушивали при 65 °С и вновь взвешивали. Полученные данные представлены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1  
Средняя сырая ( $w_1$ , мкг) и сухая ( $w_2$ , мкг) массы особи *Brachionus calyciflorus*

| $t, ^\circ\text{C}$ |    | $w_1$           | $w_2$           | $(w_2/w_1) 100 \%$ |
|---------------------|----|-----------------|-----------------|--------------------|
| 37                  | 19 | $2.04 \pm 0.40$ | $0.20 \pm 0.06$ | 9.8                |
| 35                  | 23 | $2.08 \pm 0.49$ | $0.20 \pm 0.07$ | 9.6                |
| 30                  | 20 | $2.25 \pm 0.33$ | $0.22 \pm 0.04$ | 9.8                |
| 25                  | 17 | $3.02 \pm 0.98$ | $0.34 \pm 0.12$ | 11.3               |
| 20                  | 8  | $3.10 \pm 0.38$ | $0.40 \pm 0.07$ | 12.9               |
| 15                  | 8  | $3.08 \pm 0.65$ | $0.35 \pm 0.06$ | 11.4               |

Приведенные в табл. 1 данные сравнимы с результатами, полученными ранее для *B. calyciflorus* из лабораторной культуры (Галковская, Эйсмонт-Карабин, 1981). При взвешивании на весах типа «Sartorius» в навеске было не более 15 экз. коловраток, средняя сухая масса одной особи составляла при: 20 °С — 0.369, 25 °С — 0.314 и 35 °С — 0.25 мкг. Эти величины весьма близки к полученным в настоящей работе. Калорийность коловраток рассчитывали на основании полученных нами данных о содержании С, N, H при сжигании проб в CNH-О-анализаторе («Carlo

Егба»). Калорийность *B. caiyCIFlorus* при 20 °C была равна 4.33, при 25 и 37 °C — 4.12 кал/мг сухой массы. Учитывая сильные колебания размеров особи при изменении плотности культуры, для каждого опыта рассчитывали сырую массу по объему эллипсоида на основе непосредственных измерений животных. Сухую массу рассчитывали как 10 % от сырой.

Калорийность *Chlogella* sp., использовавшейся во всех опытах, определена методом хромового сжигания и составила 4.5 кал/мг сухой массы. Сухую массу водорослей определяли по разнице массы фильтра до и после осаждения на него взвеси хлореллы заданной концентрации. Сухая масса 1 млн. клеток хлореллы составила  $6.23 \cdot 10^{-3}$  мг. Таким образом, диапазон исследуемых концентраций в единицах сухой массы составлял от 6.2 мг/л до 1.25 г/л, или от 0.12 до 6.23 мкг сухой массы на 1 экз., значения пищевой обеспеченности — от 0.02 до 1.0.

Все расчеты выполнены при допущении отсутствия роста водорослей во время опыта, так как в контрольных склянках концентрация водорослей была практически постоянной.

Рацион коловраток рассчитывался по формуле

$$C = v \bar{C}, \quad (1)$$

где  $\bar{C}$  — средняя за время опыта концентрация водорослей

$$\bar{C} = (C_t - C_0) / (\ln C_t - \ln C_0), \quad (2)$$

где  $C_0$  и  $C_t$  — соответственно начальная и конечная концентрации водорослей в опытной склянке, млн. кл./мл.

Облавливаемый коловратками объем воды рассчитывали по формуле

$$v = V/t (\ln C_0/C_t), \quad (3)$$

где  $v$  — облавливаемый объем в мл/(экз. • ч),  $t$  — время, ч;  $V$  — объем взвеси, приходящийся на одну особь.

Число коловраток в опыте рассчитывали, используя равенство

$$\bar{N} = (N_t - N_0) / (\ln N_t - \ln N_0), \quad (4)$$

где  $N_0$  и  $N_t$  — начальная и конечная численности коловраток в единице объема, экз./мл.

В случае оценки потребления пищи в растущих популяциях расчет всегда проводили во время логарифмической фазы роста численности. Графический анализ полученных в опытах значений рационов в зависимости от концентрации пищи показал пригодность для описания полученных данных известного уравнения В. С. Ивлева (1977)

$$dc/dC = E (C_{\max} - C_r), \quad (5)$$

где  $C$  — концентрация пищи,  $C_r$  — рацион,  $C_{\max}$  — максимальный рацион,  $E$  — коэффициент пропорциональности.

Расчет абсолютного прироста численности в единицу времени производили при допущении логарифмического роста численности

Скорость увеличения численности ( $r, ч^{-1}$ ) рассчитывали из равенства

$$r = (\ln N_t - \ln N_0) / t, \tag{6}$$

прирост в единицу времени соответственно

$$P = (e^r - 1) \bar{N} \tag{7}$$

Прирост  $P$  выражался в единицах численности или сухой массы.

Анализируя кривую, соответствующую уравнению (5) в применении к фильтрационному питанию ракообразных, Л. М. Сущенко (1975) разделяет ее на три участка. Для первого участка — наиболее резкого возрастания рациона с увеличением концентрации — характерна «предельно высокая активность работы фильтрационного аппарата животных, пищевой рацион в наибольшей степени зависит от концентрации пищи в среде, практически прямолинейная зависимость между величиной рациона и концентрацией пищи». На втором участке потребление пищи происходит несколько медленнее, чем увеличение ее концентрации в среде. Третий участок характеризуется тем, что животные получают максимально возможный рацион, ограниченный их фильтрационными и пищеварительными возможностями.

Т а б л и ц а 2

Параметры уравнений и их статистические показатели, характеризующие зависимость рациона,  $c$ , кл./ (экз. • ч), от концентрации пищи,  $C$ , млн. кл./мл, при температурах 20—35 °С в уравнениях типа  $c = c_{\max} (1 - e^{-Ec})$

| $t, ^\circ\text{C}$ | $c_{\max}$ |    | $E \pm S_{\bar{x}}$ |        | Диапазон концентраций, млн. кл./мл |
|---------------------|------------|----|---------------------|--------|------------------------------------|
| 35                  | 36315      | 38 | $0.1610 \pm 0.0119$ | 0.0733 | 0.29—99.48                         |
| 30                  | 26635      | 46 | $0.0420 \pm 0.0078$ | 0.0528 | 0.35—244.69                        |
| 25                  | 17154      | 18 | $0.1165 \pm 0.0243$ | 0.0939 | 0.29—70.11                         |
| 20                  | 12209      | 19 | $0.2440 \pm 0.0279$ | 0.1217 | 0.29—54.59                         |

П р и м е ч а н и е.  $E$  — коэффициент пропорциональности,  $S_{\bar{x}}$  — дисперсия,  $\sigma$  — среднеквадратичное отклонение;  $n$  — число измерений.

В табл. 2 приведены статистические показатели параметров уравнения, описывающих зависимость рациона от концентрации пищи при 20—35 °С. Как видно из табл. 2, с увеличением температуры максимальный рацион увеличивается с 12 209 кл./ (экз. • ч) при 20 °С до 36 315 кл./ (экз. • ч) при 35 °С. Концентрация пищи, при которой достигаются эти рационы, резко увеличивается при повышении температуры от 25 до 30 °С. Величины рационов при 37 и 39 °С свидетельствуют о том, что в рассматриваемом диапазоне концентраций животные не достигают предела насыщения (рис. 1, а, б). Зависимость рациона от концентрации пищи при этих температурах в логарифмическом масштабе хорошо описывается прямой (табл. 3) Средние значения рационов при максимальной из испытанных концентраций (240 млн. кл./мл)



Т а б л и ц а 3

Параметры уравнений ( $a$  и  $b$ ) и их статистические показатели, характеризующие зависимость рациона,  $c$ , кл./ (экз. · ч), от концентрации пищи,  $C$ , млн. кл./мл, при 37 и 39 °С

| $t, ^\circ\text{C}$ |    |        | $b$    |        | Диапазон концентраций, млн. кл./мл |
|---------------------|----|--------|--------|--------|------------------------------------|
| 37                  | 42 | 6.9441 | 0.6375 | 0.7959 | 1—245                              |
| 39                  | 52 | 6.9288 | 0.7943 | 0.9296 | 1—245                              |

составляли при 37 °С 34 582 и при 39 °С 80 692 кл./ (экз. · ч). При средней сухой массе коловратки 0.2 мкг и сухой массе 1 млн. кл. водорослей 6.23 мкг получаем, что суточный рацион при 37 °С в 25 раз, а при 39 °С в 60 раз превосходит сухую массу тела коловратки. Как уже указывалось, отношение суточного рациона к массе тела у этого же вида коловратки равно 33.5 (Duncan, 1984). Понять и представить биологическую целесообразность потребления таких количеств пищи коловратками очень трудно без сопоставления со значениями прироста их массы.

Нами было показано (Галковская, 1983), что потенциальная скорость воспроизведения у коловраток, наблюдаемая при индивидуальном их культивировании, может превышать 0.09 ч, т. е. время удвоения  $\ln 2/r$  составляет 7.6 ч. Легко представить, что в этих условиях одна коловратка произведет за сутки  $N_{24} = N_0 \cdot 2^{0.09 \cdot 24} = 9.38$  себе подобных и, следовательно, средняя масса особи увеличится примерно в 10 раз. Учитывая это, суточный рацион, превосходящий массу коловратки в 25 раз, выглядит реально, так как в рассматриваемом примере эффективность использования коловратками потребленной пищи на рост составляла бы 40 %.

Возвращаясь к анализу температурной зависимости рациона, необходимо отметить, что величины рационов при 37 °С и соответствующих концентрациях сравнимы с таковыми при 35 °С. При 39 °С происходит резкое (примерно в 3 раза) увеличение рациона, которое невозможно объяснить ни температурным эффектом, ни тем более увеличением эффективности использования животными пищи на рост. При выращивании экспериментальных популяций коловраток при температуре 39 °С происходило резкое снижение их прироста по сравнению с температурами 35 и 37 °С. Подобное явление возможно при допущении разбалансировки процессов потребления пищи и пищеварения. В этом случае происходит непропорциональное увеличению температуры и концентрации пищи ускорение работы мазакса, размалывание большего количества пищи, чем животное способно переварить. Такое состояние характеризует крайние условия его существования. При температуре 39 °С обычно уже не удается создавать длительно существующие культуры; смертность в последовательных генерациях возрастает.

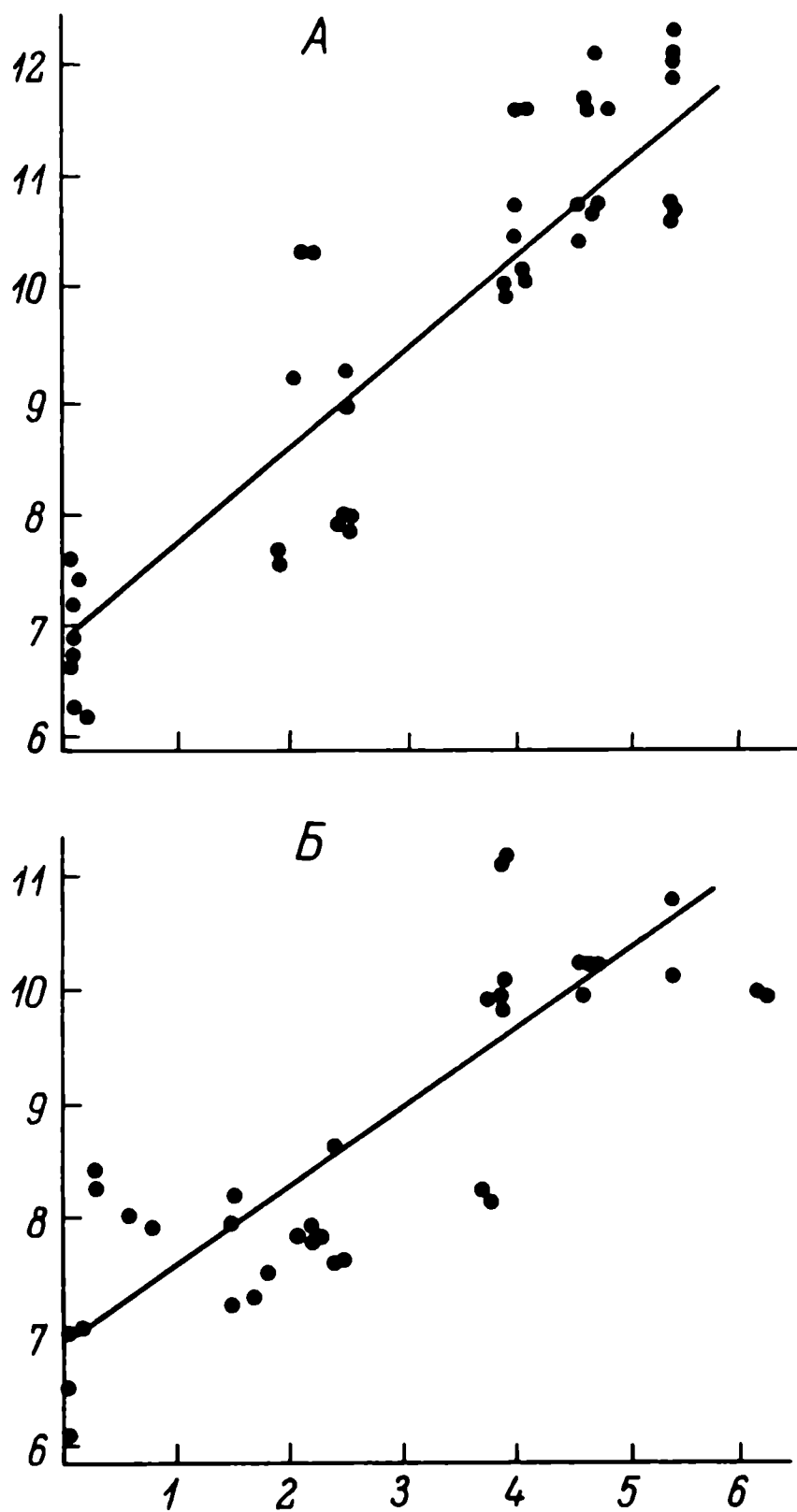


Рис. 1. Зависимость рациона *Brachionus calyciflorus* от концентрации пищи при 39 °С (А) и 37 °С (Б).

На оси абсцисс — натуральный логарифм концентрации пищи, млн. кл./мл; на оси ординат — натуральный логарифм рациона, кл./ (ч • экз.).

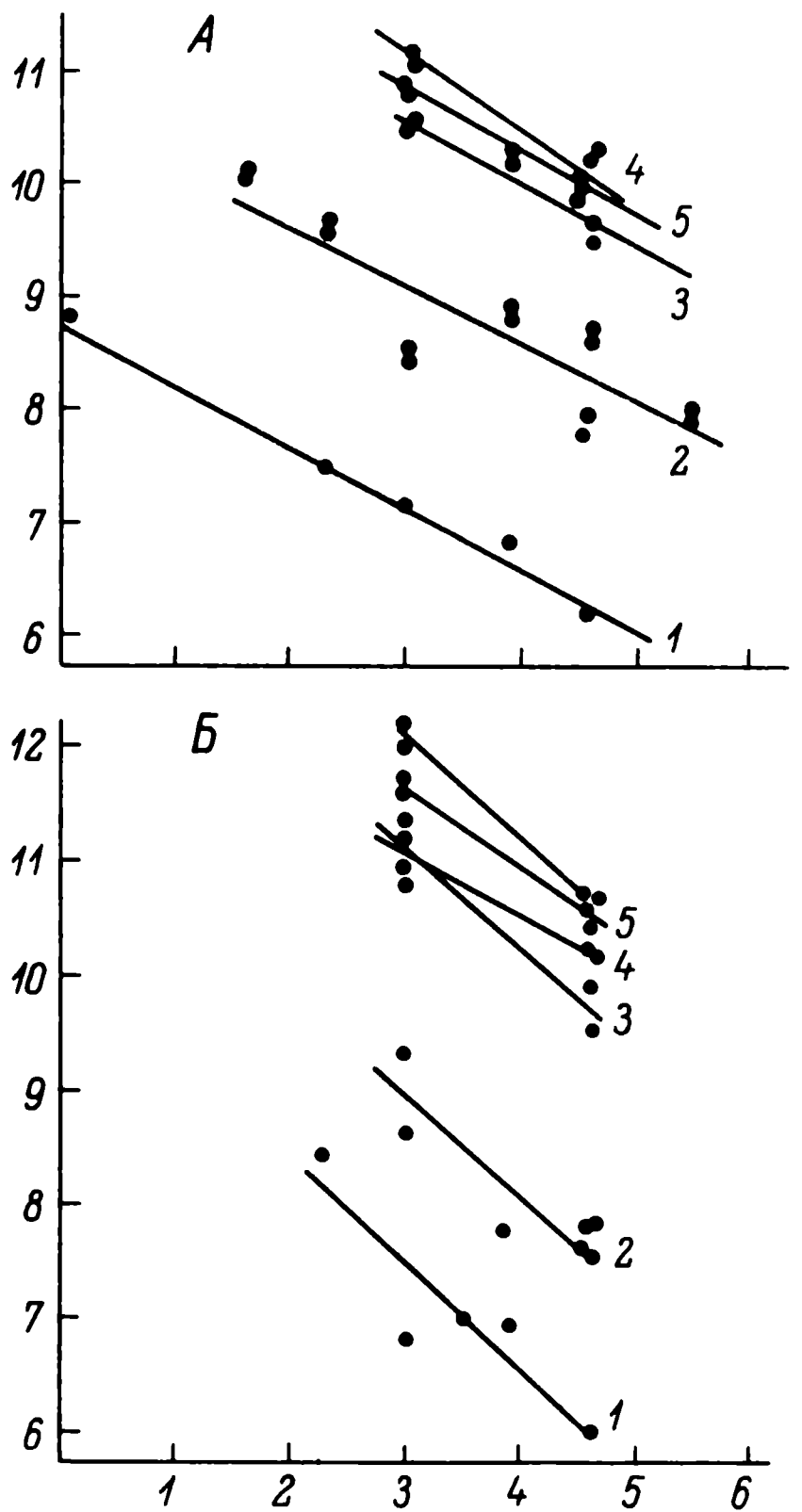


Рис. 2. Зависимость рациона от начальной концентрации животных в опыте в условиях 30 °С (А) и 37 °С (Б) при разных концентрациях пищи: 1 — 1 млн. кл./мл, 2 — 5 — 10 млн. кл./мл, 3 — 50 млн. кл./мл, 4 — 100 млн. кл./мл, 5 — 200 млн. кл./мл.

На оси абсцисс — натуральный логарифм начальной концентрации животных, экз./мл; на оси ординат — натуральный логарифм рациона, кл./ (ч • экз.).

В процессе анализа материала мы предполагали, что зависимость максимального рациона от степени агрегированности пищи должна быть идентична зависимости рационов от концентрации пищевого субстрата при равномерном его распределении (Ивлев, 1977). Учитывая, что на величину рациона должна влиять вероятность встречи потребителя с «жертвой», можно ожидать, что увеличение количества клеток водорослей, приходящихся на одну коловратку при некоторой определенной концентрации водорослей, будет приводить к увеличению рациона животных в возможных

физиологических пределах особи. Так, например, при концентрации водорослей 10 млн. кл./мл и концентрациях коловраток 10 и 100 экз./мл в первом случае можно ожидать большую величину рациона. С другой стороны, исходя из физиологической взаимосвязи питания, дыхания, роста животных в определенных границах можно предполагать, что увеличение рациона коловраток будет сопровождаться увеличением их прироста. Следовательно, при каждой данной концентрации водорослей для получения максимальной продукции возможно существование некоторого оптимального соотношения концентраций водорослей и коловраток. Однако неясно, будет ли при максимальном рационе наблюдаться максимальный прирост живой массы коловраток.

Значения рационов коловраток в широком диапазоне концентраций водорослей рассмотрены нами также в связи с плотностными характеристиками, т. е. в зависимости от концентрации коловраток в опытной склянке и от соотношения концентраций водорослей и коловраток (от обеспеченности пищей).

На рис. 2, а, б показана зависимость рациона от начальной плотности коловраток в опытах при различных концентрациях водорослей. При каждой из рассматриваемых концентраций водорослей наблюдалось уменьшение рациона с увеличением плотности как при сравнительно низких концентрациях (1 млн. кл./мл), так и при концентрациях 100 и 200 млн. кл./мл. Если в первом случае это снижение рациона можно было бы объяснить нехваткой пищи, развивающейся за время опыта, то при концентрациях 100 и 200 млн. кл./мл такое объяснение не подходит. Между тем тенденция снижения рациона ярко выражена. Наибольший разброс эмпирических точек отмечен при концентрации водорослей 5 млн. кл./мл, в остальных случаях разброс незначителен. Увеличение рациона по мере возрастания концентрации водорослей наблюдалось при каждой плотности животных (рис. 2, а, б). На основании полученных данных можно с уверенностью заключить, что величина критической концентрации не зависит от начальной плотности животных и составляет при температурах 30—37 °С 100 млн. кл./мл и только при 39 °С она превышает 200 млн. кл./мл. (100 млн. кл./мл идентичны 623 мкг/мл, что примерно в 6 раз выше указанной Стаквезером величины).

Задавая различные начальные плотности животных при каждой опытной концентрации пищи, мы создаем условия разной пищевой обеспеченности. С увеличением плотности животных при каждой данной концентрации уменьшается их пищевая обеспеченность.

Была проведена серия опытов для оценки рациона коловраток в условиях одинаковой обеспеченности их пищей. Показано, что при соблюдении определенной пищевой обеспеченности ( $C_a/N$ ) в широком диапазоне концентраций корма устанавливается некоторая стабильность рациона. Каждый уровень пищевой обеспеченности характеризуется определенным уровнем рациона

(рис. 3). Если сравнить данные о приросте и коэффициент  $K_1$  в изученном диапазоне концентрации пищи для серии, в которой плотность посадки в опытах при всех концентрациях была одинакова (рис. 4, а), т. е. с увеличением концентрации пищи отношение  $C_a/N$  увеличивалось и для серии, в которой  $C_a/N$  оставалось постоянным (рис. 4, б), то можно убедиться, что во всех случаях с увеличением концентрации пищи наблюдается снижение эффективности роста. Однако создание условий одинаковой пищевой обеспеченности способствует некоторой стабилизации значений коэффициента  $K_1$ . Как видим, когда  $C_a/N = 1.0$ , достигались максимальные рационы (рис. 5). При этом они были максимальны при всех температурах. Вместе с тем при этом значении  $C_a/N$  наблюдались небольшие величины часовой продукции. Уменьшение величины  $C_a/N$  до 0.1 приводит к значительному увеличению продукции коловраток, которое в изученном диапазоне концентраций водорослей идет с нарастающим итогом. На рис. 6, а, б показана зависимость коэффициента  $K_1$  и продукции коловраток от их пищевой обеспеченности. Как видно из этого рисунка, с уве-

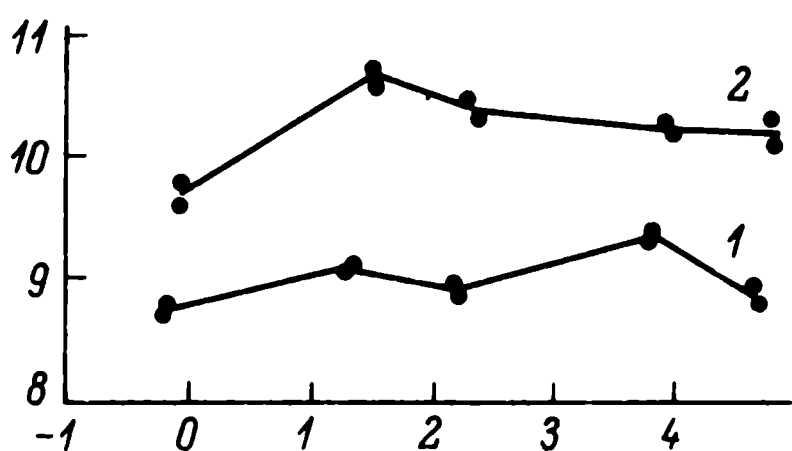


Рис. 3. Зависимость рациона от концентрации пищи при разной пищевой обеспеченности: 0.1 (1), 1.0 (2) и температуре 30 °С. Пояснения в тексте.

На оси абсцисс — натуральный логарифм концентрации пищи, млн. кл./мл; на оси ординат — натуральный логарифм рациона, кл./ (ч • экз.).

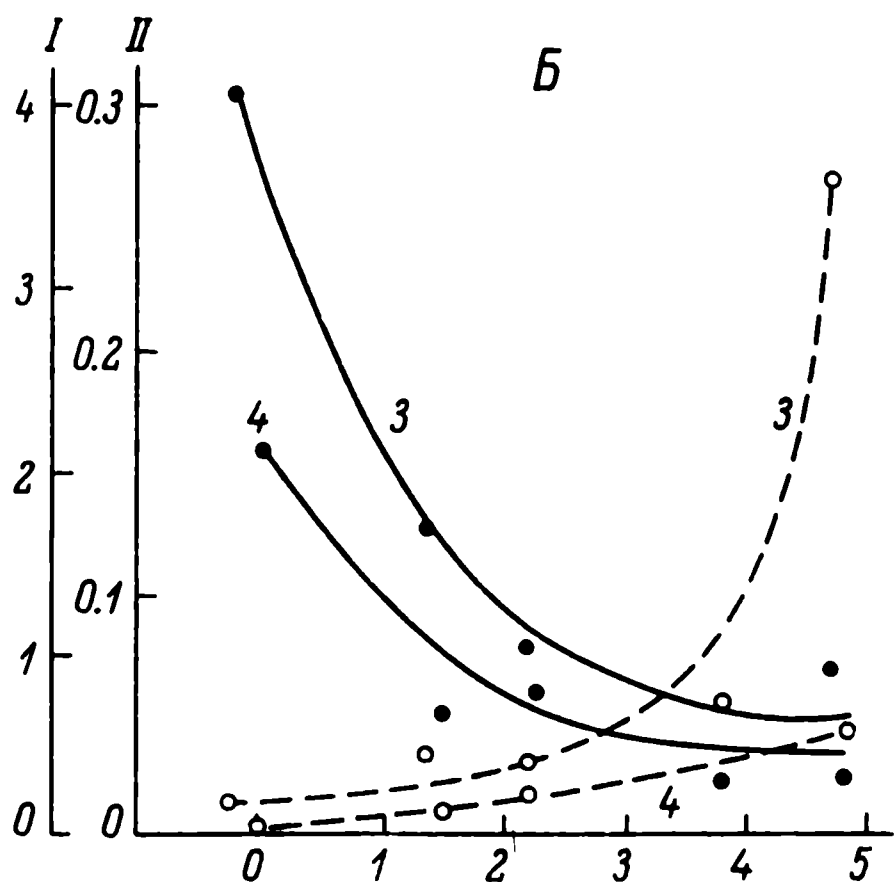
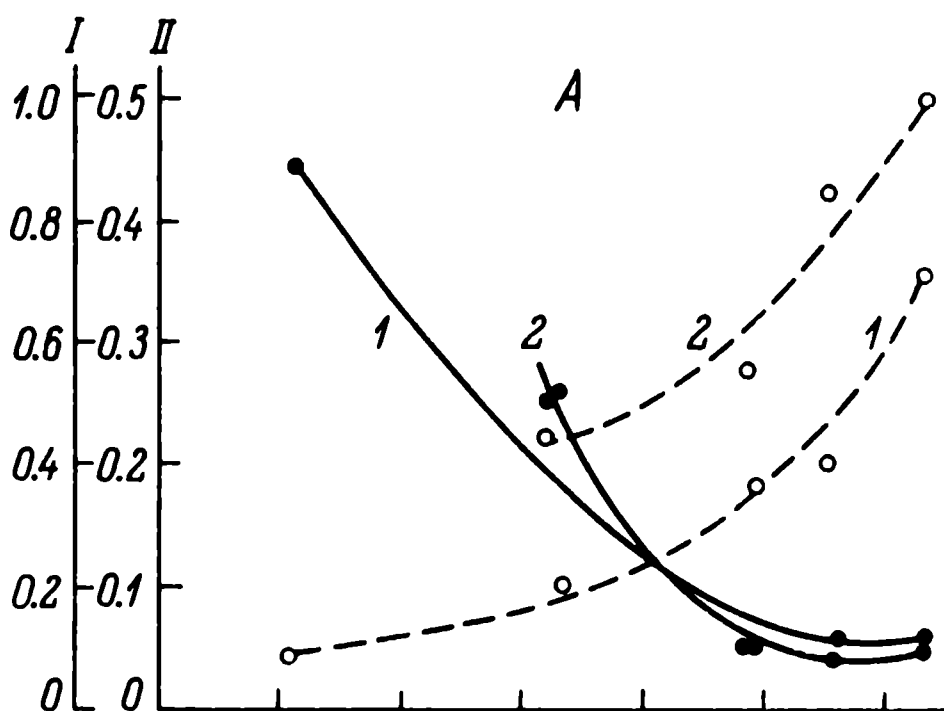


Рис. 4. Среднечасовой прирост и эффективность использования потребленной пищи на рост ( $K_1$ ) для *Brachionus calyciflorus* в зависимости от концентрации пищи в условиях разной (А) и одинаковой (Б) пищевой обеспеченности.

Прерывистые линии — прирост, сплошные —  $K_1$ . 1 — концентрация коловраток 20 экз./мл, 2 — 100 экз./мл, 3 —  $C_a/N = 0.1$ , 4 —  $C_a/N = 1.0$ . Пояснения к тексту. На оси абсцисс — натуральный логарифм концентрации пищи, млн. кл./мл; на оси ординат: I — прирост (мкг сухой массы/(мл • ч)), II — коэффициент  $K_1$ .

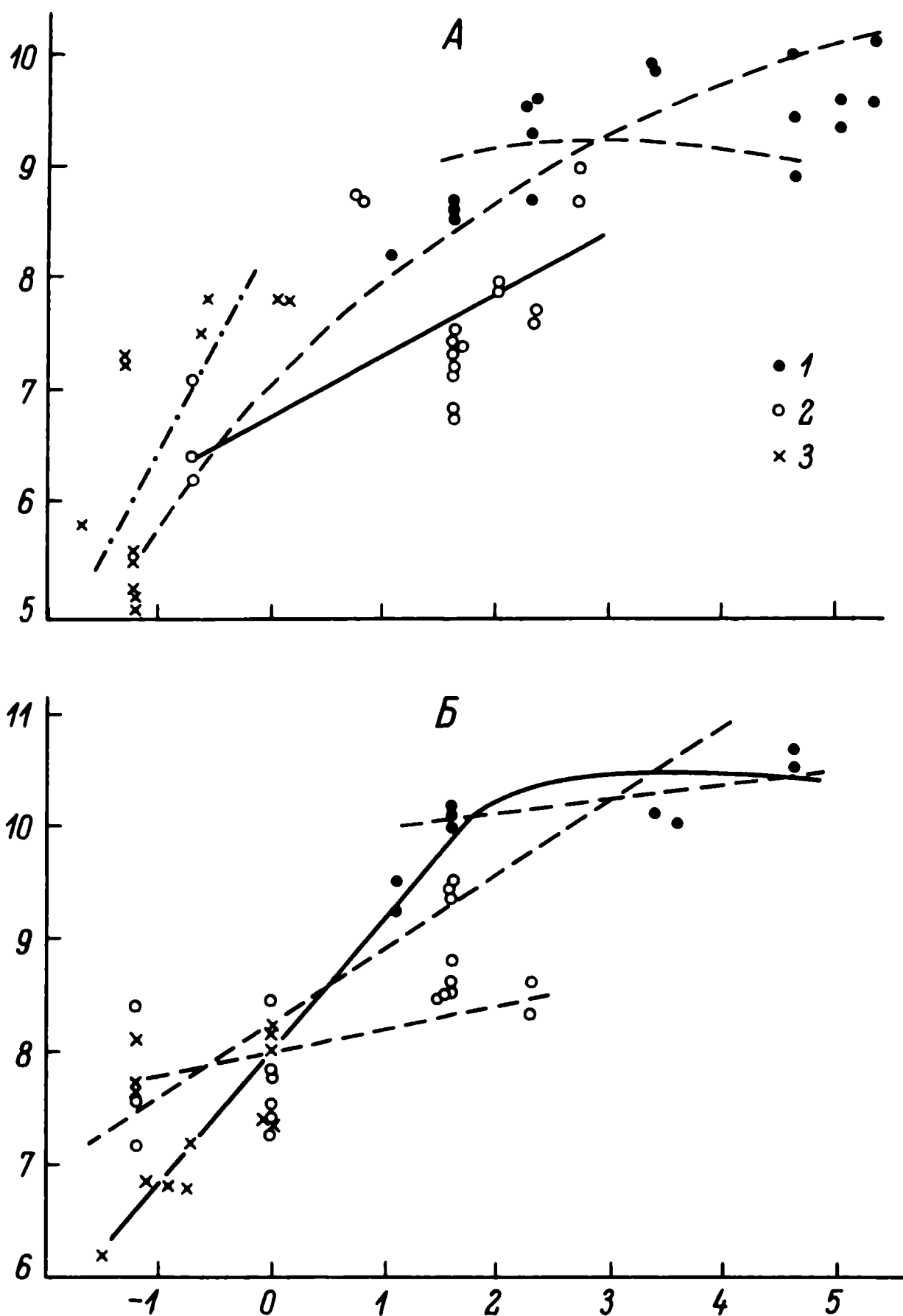


Рис. 5. Рацион *Brachionus calyciflorus* в зависимости от концентрации пищи при разной обеспеченности пищей при 30 °С (А) и 35 °С (Б).

1 —  $C_a/N=1.0$ ; 2 —  $C_a/N=0.1$ ; 3 —  $C_a/N=0.03$ . Пояснения в тексте. На оси абсцисс — натуральный логарифм концентрации пищи; на оси ординат — натуральный логарифм рациона, кл./ (экз. · ч).

личением концентрации водорослей характер влияния  $C_a/N$  на прирост массы коловраток и эффективность использования ими пищи на рост не меняется. Как при концентрации 1 млн. кл./мл, так и при 10 млн. кл./мл оптимальное значение  $C_a/N$  составляет 0.1. Это означает, что на каждую коловратку приходится количество пищи (в единицах сухой массы), в 3—4 раза превосходящее ее массу. При  $C_a/N=0.1$  прирост животных всегда максимален и увеличивается с увеличением концентрации пищи от 1 до 100 млн. кл./мл. В любом случае при неизменной пищевой обеспеченности увеличение плотности животных сопровождается

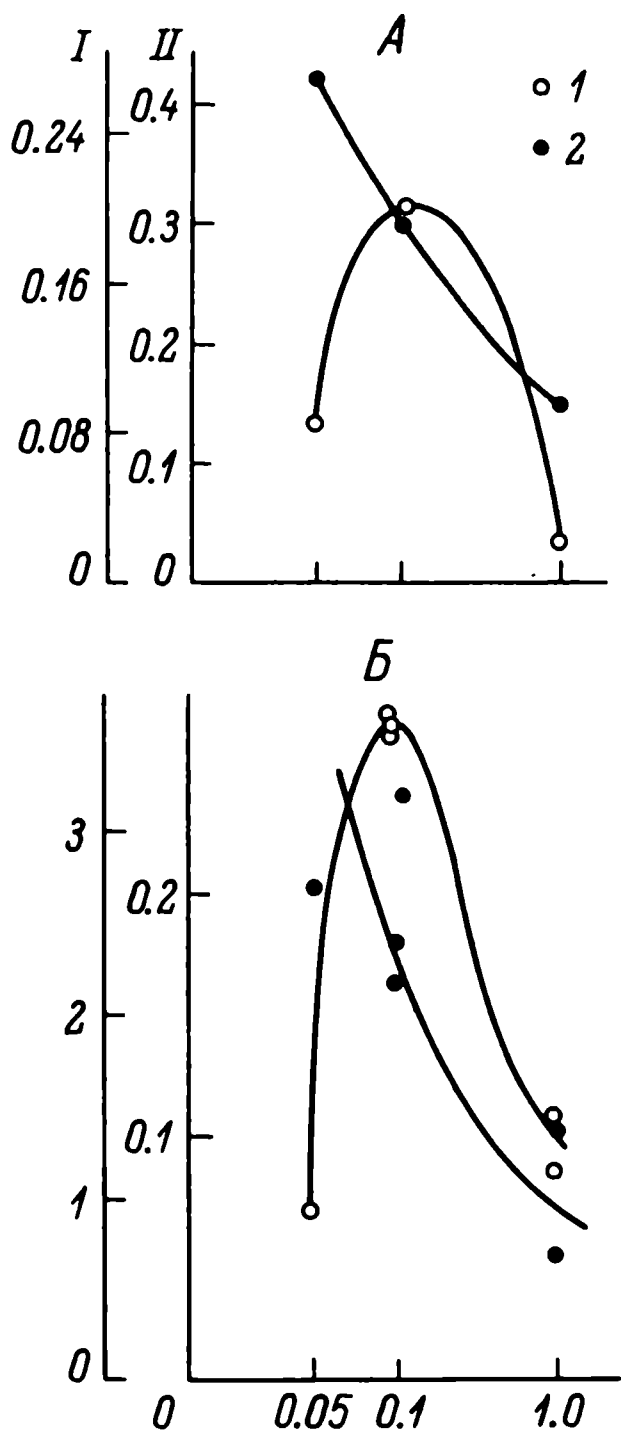


Рис. 6. Прирост и эффективность использования потребленной пищи на рост ( $K_1$ ) у *Brachionus calyciflorus* в зависимости от пищевой обеспеченности при концентрации водорослей 1 млн. кл./мл (А) и 10 млн. кл./мл (Б).

$I$  — прирост,  $II$  —  $K_1$ . На оси абсцисс — натуральный логарифм пищевой обеспеченности, млн. кл./экз.; на оси ординат:  $I$  — прирост, мкг сухой массы/ч,  $II$  — коэффициент  $K_1$ .

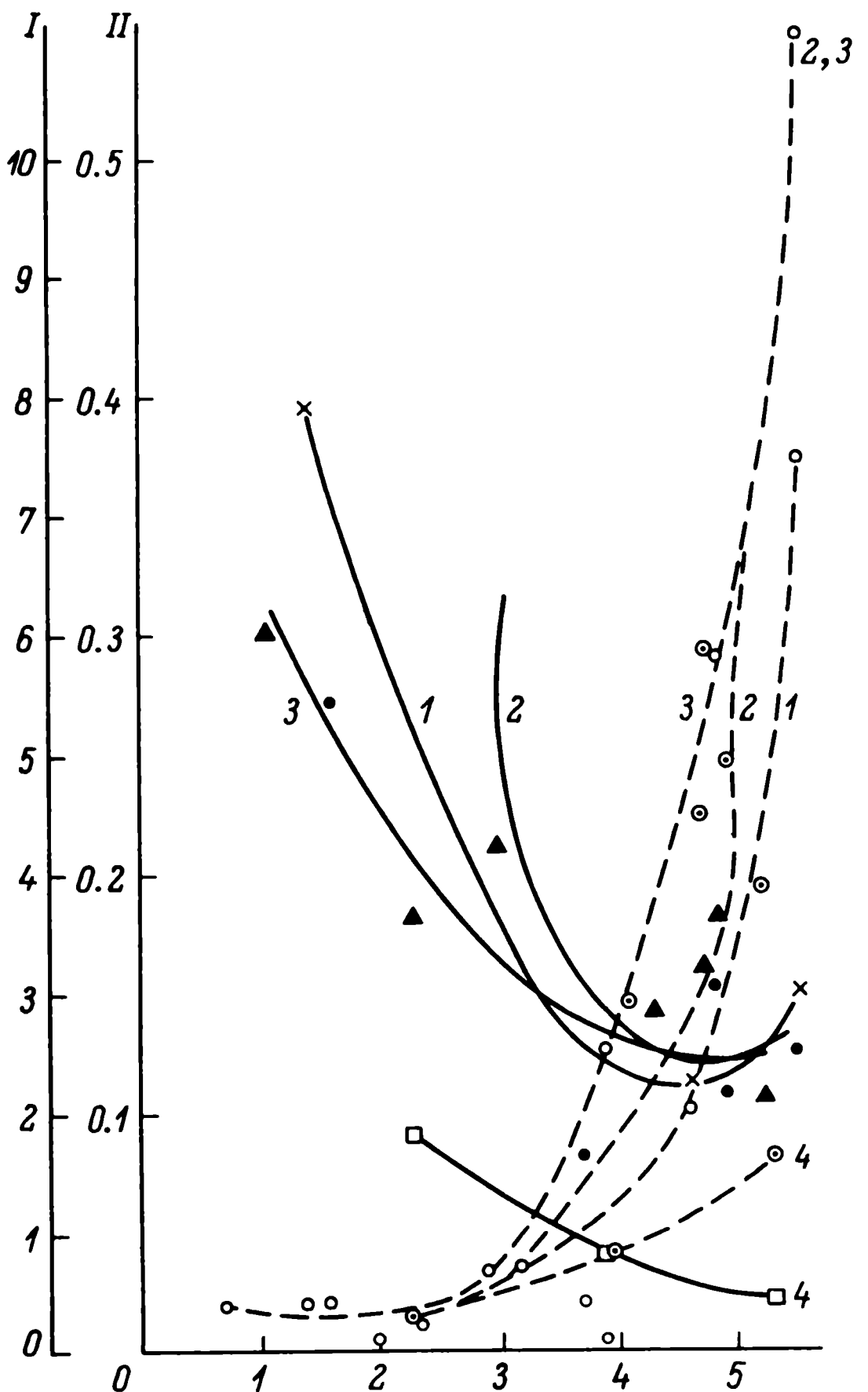


Рис. 7. Зависимость эффективности использования потребленной пищи на рост ( $K_1$ ) и среднечасового прироста в растущих популяциях *Brachionus calyciflorus* от начальной плотности коловраток.

Сплошная линия — коэффициент  $K_1$  при 37 °С (4), 35 °С (3), 33 °С (2), 25 °С (1); прерывистая линия — прирост при 25 °С (1), 33 °С (2), 35 °С (3) и 37 °С (4). На оси абсцисс — натуральный логарифм начальной плотности коловраток, экз./мл; на оси ординат:  $I$  — прирост, мкг сухой массы/ч;  $II$  — коэффициент  $K_1$ .

снижением величины коэффициента  $K_1$ . Вместе с тем каждый уровень пищевой обеспеченности при прочих равных условиях характеризуется определенным уровнем изменения продуцирования.

Таким образом, роль пищевой обеспеченности коловраток, т. е. соотношение плотности животных и корма, несомненна.

Нами установлено увеличение рациона коловраток в широком диапазоне концентраций пищи и впервые доказана возможность их питания и роста в условиях концентраций, превышающих 50 млн. кл./мл, или 311 мг/л сухой массы. В изученном диапазоне концентрации пищи прослежена также динамика численности коловраток и водорослей при увеличении численности коловраток до максимума и сопоставлены значения суммарного потребления и прироста. На рис. 7 показана динамика величин часовой продукции и эффективности роста в растущих популяциях коловраток (в среднем за период их роста) в зависимости от начальной концентрации корма. Как видно из рис. 7, температуры 33—35 °С являются оптимальными для получения максимальной продукции во всем изученном диапазоне концентраций пищи. При температуре 37 °С резко снижаются значения продукции и величина коэффициента  $K_1$ , при 39 °С вообще не удалось получить культуру с плотностью более 50 экз./мл. Мы понимаем некоторую условность в определении эффективности роста коловраток при продолжительном их культивировании. Сравнительно продолжительное выращивание экспериментальных популяций, характеризующееся сильными изменениями в численности водорослей и коловраток, не позволяет нам точно оценить значения их рационов. В таких условиях возможно использование животными в пищу детрита, накапливающегося в культуре, и начинающих развиваться при длительном культивировании бактерий. Тем не менее мы попытались рассмотреть прирост коловраток в связи с убылью численности водорослей для сравнительной оценки эффективности их роста при разных температурах и концентрациях пищи.

Нами было установлено, что во всех экспериментальных популяциях коловраток максимум численности достигался при пищевой их обеспеченности меньше 0.05 (0.311 мкг сухой массы на 1 экз.) независимо от температуры и начальной концентрации пищи. Поэтому в популяциях с высокой численностью животных абсолютная концентрация водорослей в единице объема была высокой.

Если отвлечься от временного аспекта и рассмотреть средние величины потребления пищи животными за весь период роста их численности в каждой из популяций, то оказывается, что при температуре 33 °С средние значения скорости питания в отдельных популяциях не превышали 22 752 кл./ (экз. · ч), а среднечасовой рацион для всех популяций — 14 000 кл./ (экз. · ч). Достигалось это, как видно из рис. 8, за счет резкого уменьшения величины облавливаемого объема животными с увеличением концентрации пищи. Этот процесс может быть описан уравнением

$$\lg v = (1.236 \pm 0.2514) - (1.088 \pm 0.0660) \lg \bar{C}, \quad (8)$$

где  $v$  — облавливаемый объем, мкл./ (экз.<sup>-1</sup> · ч),  $\bar{C}$  — средняя за период роста экспериментальных популяций концентрация водорослей, млн. кл./мл.

Саморегуляция в экспериментальных популяциях осуществляется таким образом, что отношение суммарного за период роста



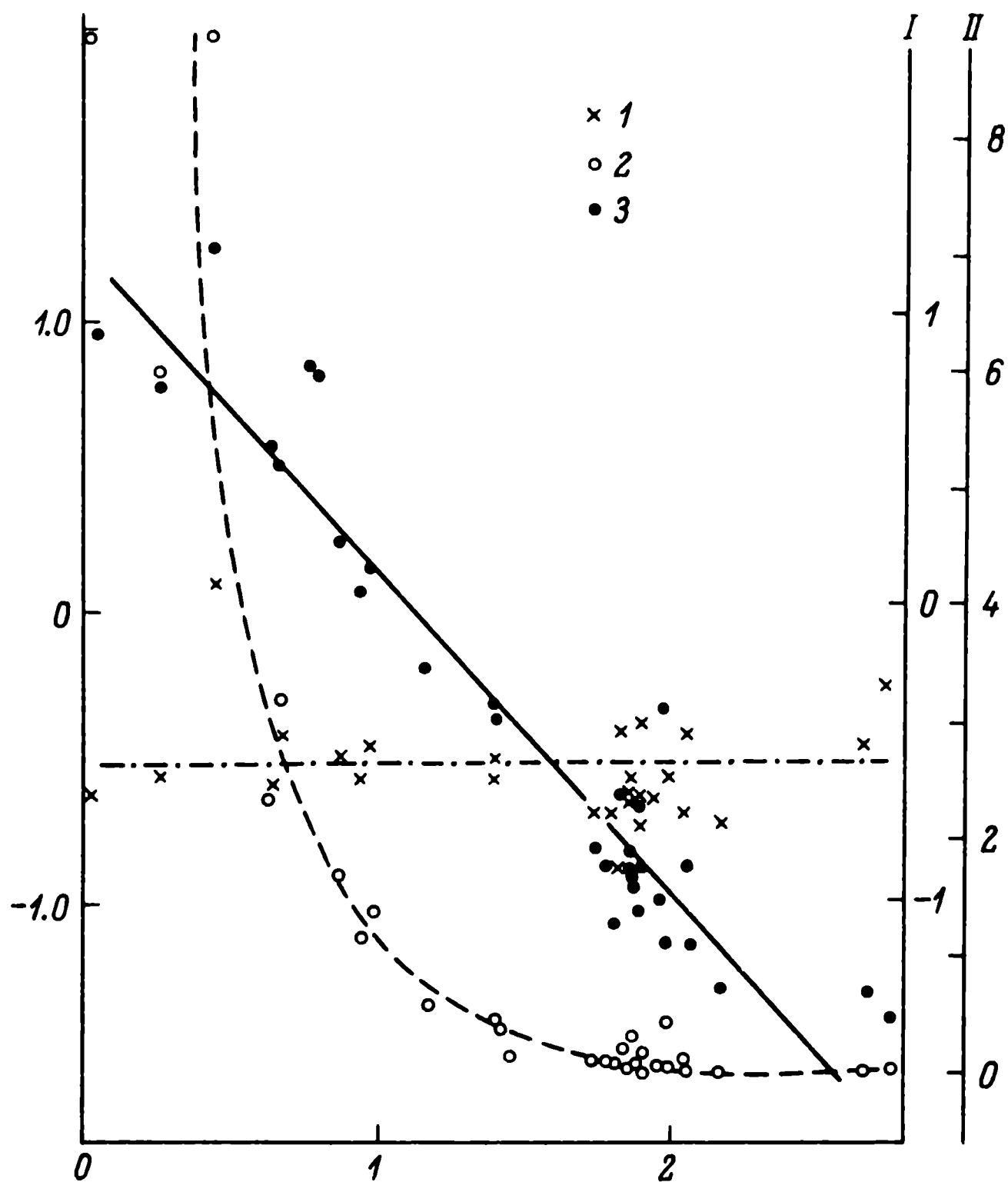


Рис. 8. Среднесуточный рацион и облавливаемый объем в растущих популяциях *Brachionus calyciflorus* в зависимости от концентрации пищи.

1 — рацион; 2 — облавливаемый объем; 3 — логарифм облавливаемого объема. На оси абсцисс — десятичный логарифм концентрации пищи, млн. кл./мл; на оси ординат: слева — десятичный логарифм рациона, млн. кл./сут. экз., справа: I — десятичный логарифм облавливаемого объема, II — облавливаемый объем, мкл/(ч · экз.).

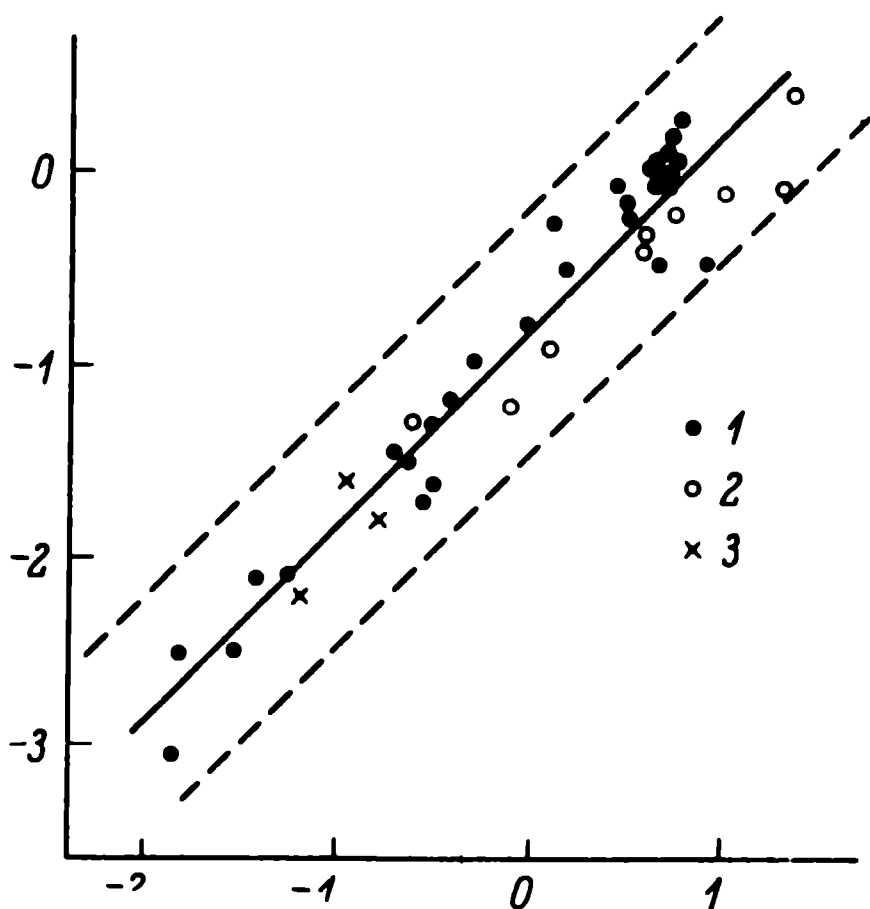


Рис. 9. Зависимость суммарного за период увеличения численности экспериментальных популяций прироста от суммарного за этот же период потребления водорослей.

$P = 0.158 C^{1.026}$  1 — при 33 °С, 2 — при 35 °С, 3 — при 37 °С. На оси абсцисс — десятичный логарифм суммарного потребления водорослей, кал./мл; на оси ординат — десятичный логарифм прироста, кал./ч.

прироста массы коловраток к суммарному за этот же период потреблению пищи, несмотря на сильно различающиеся скорости процессов питания и роста животных и крайне различающиеся значения начальных концентраций водорослей, стремится оставаться постоянным и независимо от трофических и температурных условий составляет 0.16 (рис. 9)

Можно предположить, что в естественных популяциях коловраток наблюдаются аналогичные соотношения роста и питания как во временном аспекте, так и в среднем за период существования популяции в водоеме. Учитывая возможности сильного изменения облавливаемого коловратками объема воды, можно представить, что при кумулятивной оценке за период существования популяции средние значения рационов животных могут не зависеть от концентрации пищи благодаря регулирующему действию пищевой обеспеченности.

## ЛИТЕРАТУРА

**Винберг Г. Г.** Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журн. общ. биол. 1981. Т. 13, № 1. С. 5—19.

**Галковская Г. А.** Об использовании пищи на рост и об условиях максимального выхода продукции коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas // Зоол. журн. 1963. Т. 43, № 4. С. 506—512.

**Галковская Г. А., Эйсмонт-Карабин И.** О метаболическом отношении  $O/N$  у коловраток // Докл. АН БССР. 1981. Т. 25, № 5. С. 472—474.

**(Галковская Г. А.) Galkovskaya G. A.** The formation of temperature adaptation in the experimental population of *Brachionus calyciflorus* Pallas // Hydrobiologia. 1983. Vol. 104. P. 225—227.

**Гиляров А. М.** Динамика численности планктонных ракообразных в пресных водах. Автореф. дис. . докт. биол. наук. М., 1985. 44 с.

**Драбкова В. Г.** Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л., 1981. 212 с.

**Ивлев В. С.** Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977. 272 с.

**Сушня Л. М.** Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 208 с.

**Хайлов К. М., Попов А. Е.** Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. 1983. Вып. 15. С. 3—16.

**Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г.** Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: 1976. 152 с.

**Эрман Л. А.** О количественной стороне питания коловраток // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 7. С. 965—971.

**Bogdan K. G., Gilbert J. J.** Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra* and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities and contributions to community grazing // Limnol. and Oceanogr. 1982. Vol. 27, N 5. P. 918—934.

**Bogdan K. G., Gilbert J. J., Starkweather P. L.** In situ clearance rates of planktonic rotifers // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73, N 1—3. P. 73—77.

**Dieffenbach H., Sachse R.** Biologische untersuchungen an Radertieren in Teichgewässern // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1911. Suppl. 3. H. 2. S. 1—93.

**Duncan A.** Assessment of factors influencing the composition, body size and turnover rate of zooplankton in Parakrama Samudra and irrigation reservoir in Sri Lanka // Hydrobiologia. 1984. Vol. 113. P. 201—215.

**Duncan A., Gulati R. P.** Feeding studies with natural food particles on tropical species of planktonic rotifers // Limnology of Parakrama Samudra—Sri Lanka: a case study of an ancient man-made lake in the tropics. Hague, 1983. P. 117—123.

**Gilbert J. J., Bogdan K. G.** Selectivity of Polarythra and Keratella for flagellate and aflagellate cells // Verh. Int. Ver. theor. und Angew. Limnol. 1981. Vol. 21. P. 1515—1521.

**Halbach U., Halbach-Keup G.** Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators Brachionus calyciflorus Pallas. Befunde aus Laboratoriums experimenten und Freilanduntersuchungen // Arch. Hydrobiol. 1974. Bd 73, N 3. S. 273—309.

**Ito T.** Studies on the «Mizukawari» in Eel-culture ponds. I. The feeding activity of Brachionus plicatilis on phytonannoplankton // Rept. Fac. Fish. Univ. Mil. 1955. Vol. 2, N 1. P. 161—167.

**Ito T., Iwai T.** Studies on the «Mizukawari» in Eel-culture ponds. VII. The relation between the feeding habit on Brachionus plicatilis and size of phytoplankters // Rept. Fac. Fish. Univ. Mil. 1957. Vol. 2, N 3, P. 509—516.

**Pennak R. W.** The dynamics of freshwater plankton populations // Ecol. Monogr. 1946. Vol. 16, N 1—4. P. 339—355.

**Pennington W.** The control of numbers of freshwater phytoplankton by small invertebrate animals // J. Anim. Ecol. 1942. Vol. 11, N 1—2. P. 204—211.

**Peters R. H., Downing J. A.** Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 4. P. 763—784.

**Pourriot R.** Food and feeding habits of Rotifera // Arch. Hydrobiol. 1977. Bd 8. S. 243—260.

**Starkweather P. L.** Aspects of the feeding behavior and trophic ecology of suspension feeding rotifers // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73, N 1—3. P. 63—72.

**Starkweather P. L., Bogdan K. G.** Detrital feeding in natural zooplankton communities: discrimination between live and dead algal foods // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73, N 1—3. P. 83—85.

**Starkweather P. L., Gilbert J.** Feeding in the rotifer Brachionus calyciflorus // Oecologia (Berl.). 1977. Vol. 28. P. 125—131.

**Wulfert K.** On the feeding habits of the Rotatoria // Microscope. 1956. Vol. 10. P. 309—313.

## РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА НА ИНТЕНСИФИКАЦИЮ КАРПОВЫХ ПРУДОВ В БЕЛОРУССКОЙ ССР

*Л. В. Камлюк*

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

Рыбоводные пруды представляют собой сложные экологические системы, в которых течение биологических процессов находится в тесной зависимости от интенсификации их эксплуатации. Это обусловлено плотностью посадки выращиваемых рыб, внесением адекватного количества искусственных комбикормов и видовым составом рыб. Кроме того, контролируемым внесением минеральных и органических удобрений в пруды добиваются ускорения развития в них начальных звеньев продукционного процесса (фито- и бактериопланктона). Небольшие глубины, хорошая прогреваемость воды, тесный ее контакт с грунтом обеспечивают в прудах высокую скорость круговорота веществ и трансформацию энергии по трофическим уровням. Рыбоводный пруд в зависимости от степени интенсификации рыбоводного процесса в течение од-

ного сезона может проходить путь от олиготрофного до поли- и гиперэвтрофного водоема.

Сообщество зоопланктона в рыбоводных прудах следует рассматривать в двух аспектах, взаимно связанных друг с другом. С одной стороны, оно служит источником естественной пищи для выращиваемой рыбы, необходимой для ее нормального роста. Искусственные корма без присутствия естественных усваиваются слабо, снижая экономические показатели рыбоводства. Более того, на ранних стадиях онтогенеза рыб естественная пища незаменима, так как до сих пор еще не предложены сбалансированные искусственные стартовые корма для молоди карпа, которые могли бы полностью исключить применение естественных.

С другой стороны, сообщество зоопланктона представляет собой часть экологической системы рыбоводного пруда, через которую осуществляется связь между первичными звеньями продукционного процесса и конечным звеном — рыбой, обеспечивая сбалансированность работы всей экосистемы. В последние годы в связи с усилением интенсификации рыбоводства все более активным становится вопрос о влиянии «экологического фактора» на эффективность рыбоводного процесса. В ряде гидробиологических и специальных работ по токсикологии рыб указывается, что ухудшение среды обитания рыб вследствие накопления органических веществ в результате внесения комбикормов, плохо используемых и слабо усвояемых рыбами, приводит к возникновению у них токсикозов, замедлению роста и нередко к гибели (Шестерин, 1978; Krüger, 1980; Арендарчук, 1981; Замана, Шестерин 1981).

В изучении закономерностей функционирования сообщества зоопланктона рыбоводных прудов Белоруссии можно выделить три этапа. С конца 40-х до середины 60-х гг. нашего столетия проводились исследования, связанные с разработкой методов минерального удобрения прудов при низких плотностях посадки карпов, выращиваемых главным образом с использованием естественных ресурсов прудов. Основное внимание в изучении зоопланктона уделяли определению его количественных показателей развития и отысканию связей с рыбопродуктивностью. Итоги этого периода изучения зоопланктона прудов обобщены в монографии Г. Г. Винберга и В. П. Ляхновича (1965).

Второй этап связан с выполнением работ в рамках Международной биологической программы. Основная задача исследований заключалась в определении структурных и функциональных (продукционных) показателей развития зоопланктона в рыбоводных прудах без кормления рыбы комбикормами. Средствами регулирования продуктивности биологических сообществ в прудах служили минеральные азотно-фосфорные удобрения, а также различные плотности зарыбления прудов годовиками карпа и двух- или трех годовиками белого амура. Итогом этих работ было составление биотического баланса экосистем прудов разного типа с включением конечного звена продукционного процесса — рыбы. Применение энергетического принципа в изучении продукционных

процессов в рыбоводных прудах позволило оценить рыбохозяйственную эффективность использованных средств интенсификации рыбоводства. Результаты работ этого периода исследований отражены в ряде публикаций обобщающего характера (Галковская, Ляхнович, 1966; Галковская, 1973, 1974; Ляхнович, 1974; Ляхнович и др., 1974).

Отличительной чертой третьего этапа (начиная с 1973 г. по настоящее время) изучения сообщества зоопланктона было выяснение особенностей его структурных и функциональных показателей при комплексной интенсификации рыбоводного процесса. Эти работы проводились на экспериментальных и промышленных прудах нагульного и выростного типа в условиях широкого диапазона плотностей выращивания карпов и кормления их искусственными кормами. Результаты работ этого периода изложены в ряде работ (Камлюк, Потаенко, 1970; Камлюк и др., 1975; Астапович и др., 1975; Камлюк Ляхнович, 1977а, 1977б; Камлюк, 1978, 1979, 1983; Камлюк и др., 1978; Камлюк, Докучаева, 1980; Астапович и др., 1981; Копылова и др., 1983; Камлюк и др., 1983).

Цель настоящей работы состоит в том, чтобы проследить за реакциями сообщества зоопланктона и популяций его доминирующих видов в условиях широкого диапазона изменений интенсивности рыбоводного процесса в карповых прудах Белоруссии. Для этого были привлечены собственные данные автора, полученные в течение третьего периода исследований на 46 опытных и 38 производственных нагульных и выростных прудах 6 прудовых хозяйств БССР. Эти хозяйства расположены во II и III эколого-географических зонах рыбоводства. Кроме того, широко использовались опубликованные материалы других авторов.

Опытные пруды имели небольшие площади (0.1—0.5 га), 4—5-кратный за вегетационный сезон водообмен, преобладание в фитопланктоне мелкоклеточных протококковых водорослей. Производственные пруды — малопроточные (обмен воды менее 1 раза за сезон), большие по площади (от 14 до 150 га), в фитопланктоне доминировали колониальные синезеленые водоросли.

Зоопланктон в нагульных и выростных прудах исследовался с периодичностью 2 раза в месяц, для решения специальных вопросов — еженедельно. Количественные пробы зоопланктона отбирали прибором Ляхновича—Щербакова (Ляхнович, 1955), позволяющим вырезать столб воды длиной 70 см. Вода из разных точек пруда фильтровалась через планктонную сеть Апштейна (сито № 68). Продукцию зоопланктона определяли расчетным вариантом графического метода (Винберг и др., 1965). Биомассы популяций массовых видов зоопланктеров рассчитывали по линейно-весовым зависимостям (Щербаков, 1952; Печень, 1964; Балушкина, Винберг, 1979а, 1979б). При этом учитывалось влияние разных плотностей рыб на размерный состав потребляемых видов зоопланктона.

В результате комплексных исследований экосистем карповых прудов Белоруссии была выявлена тенденция повышения их био-

логической продуктивности в связи с ростом интенсификации рыбоводного процесса. В то же время отдельные сообщества животных имели специфические реакции в ответ на интенсификацию. Наиболее адекватно на изменение уровня интенсификации реагировал фитопланктон. Поэтому в настоящей работе функционирование зоопланктонных сообществ во многих случаях рассматривается относительно уровня развития фитопланктона как адекватной меры интенсификации.

За период исследований в зоопланктонных сообществах прудов обнаружено 148 видов зоопланктеров, относящихся к трем систематическим группам: подотряду Cladocera, отряду Copepoda и классу Rotatoria. Соотношение между этими группами в зоопланктоне прудов непостоянно и зависит от уровня интенсификации рыбоводного процесса. Изменения таксономической структуры зоопланктона в зависимости от концентрации хлорофилла, которая пропорциональна степени интенсификации, показаны на рис. 1. Как видим, с усилением интенсификации относительное значение в зоопланктоне ветвистоусых раков и диаптомид снижается, коловраток и циклопид возрастает. Такая перестройка структуры сообщества обусловлена избирательным питанием карпов и изменениями видовой структуры фитопланктона — одного из источников пищи зоопланктеров. Показано (Просьяник, Астапович, 1981), что усиление интенсификации рыбоводного процесса сопровождалось возрастанием относительной доли колониальных синезеленых водорослей, малоприспособленных для питания нехищного зоопланктона. Такой же характер изменений таксономической структуры наблюдался в течение вегетационного сезона. Возрастающие количества вносимых комбикормов в сочетании с высокими летними температурами воды способствовали органическому загрязнению прудов. Повышение общего содержания органических веществ в прудах благоприятно сказывалось на развитии

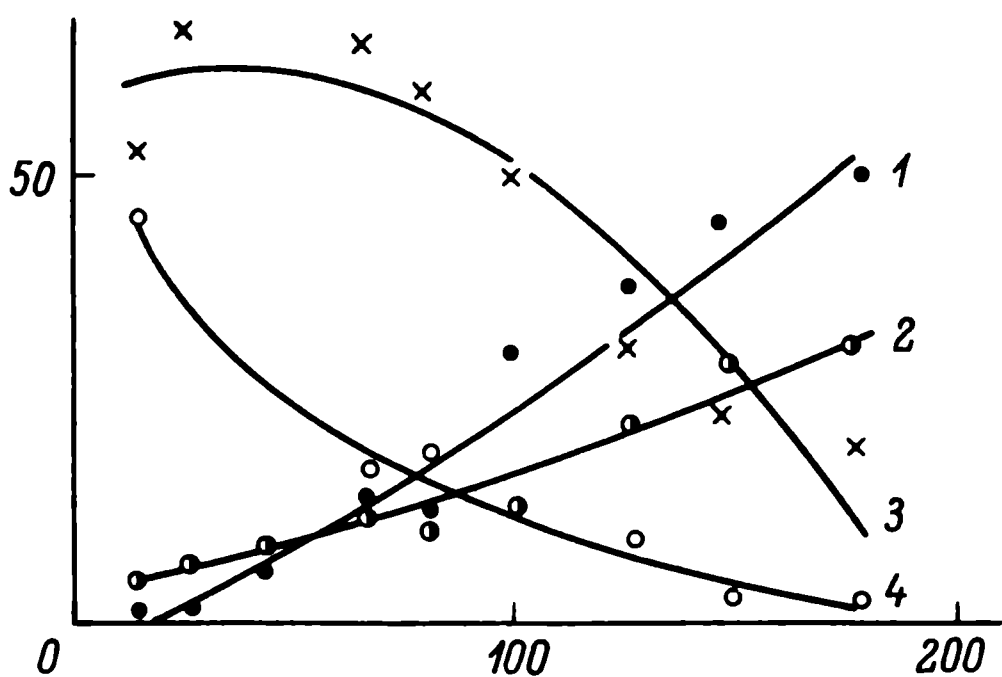


Рис. 1. Зависимость таксономической структуры зоопланктона от уровня развития фитопланктона в выростных прудах.

На оси абсцисс — концентрация фитопланктона, мкг/л; на оси ординат — относительная доля основных групп в средней за сезон биомассе зоопланктона, %. 1 — Rotatoria, 2 — Cyclopidae, 3 — Cladocera 4 — Diaptomidae.

коловраток. Преобладание в фитопланктоне крупных по размерам водорослей угнетало развитие диаптомид, их доля в зоопланктоне падала, несмотря на повышение уровня развития фитопланктона. Следует подчеркнуть также, что в кишечниках карпов из изученных прудов диаптомиды не встречены. Индекс избирательности их карпами всегда был отрицателен (Филатов, 1974; Копылова, 1983)

Рост интенсификации рыбоводного процесса сопровождался увеличением доли популяций видов мелких размеров, малопотребляемых карпом, и доли младших возрастов в популяциях ракообразных, потребляемых активно (Камлюк, Ляхнович, 1977а, 1977б). Среди коловраток наблюдалось резкое доминирование видов рода *Brachionus*, в особенности *B. calyciflorus* и *B. diversicornis*, доля которых достигала 80 % от биомассы коловраток.

Какова же ответная реакция популяций массовых видов сообщества зоопланктона на разный пресс рыб? В популяциях видов крупных размеров, таких как *Daphnia longispina* и *D. pulex*, самки становились половозрелыми на более ранних возрастных стадиях. Кроме того, зависимость величины кладки от размеров тела самок прослеживалась на всех фазах динамики численности популяции (Камлюк, Ляхнович, 1977а). В популяциях видов мелких размеров, практически не потребляемых двухлетками карпа (*Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris*), максимум плодовитости и зависимость величины кладки от размеров тела самок отмечались только в начальной фазе подъема численности. На пике и спаде численности они оказывались минимальными. Эта закономерность может служить хорошим индикатором степени пресса рыб на анализируемые популяции планктонных ракообразных. Правда, описанная закономерность изменения плодовитости, как одного из факторов динамики численности, легко обнаруживается только в случае, когда пики развития популяций выедаемых и малопотребляемых видов разобщены во времени. При их даже частичном перекрывании эта закономерность просматривается лишь как тенденция.

Трофическая структура сообществ зоопланктона также значительно изменяется с возрастанием интенсификации — доля хищного зоопланктона увеличивается (Камлюк, 1979). Перестройка структуры связана в первую очередь с измельчением зоопланктеров (Камлюк и др., 1975), что улучшает кормовые условия для хищников. Типичная картина сезонного хода взаимодействия в системе хищник—жертва в сообществе зоопланктона представлена на рис. 2, на котором видна довольно тесная взаимосвязь хищников и фильтраторов на протяжении всего вегетационного сезона, кроме его начала. В начале вегетационного сезона уровень развития хищного зоопланктона превышал уровень фильтраторов. Такая ситуация маловероятна. По-видимому, дело в том, что нами не были учтены организмы протозойного планктона. Вспышка развития этих животных была зарегистрирована нами в весеннее время при обработке качественных живых проб. Скорее всего,



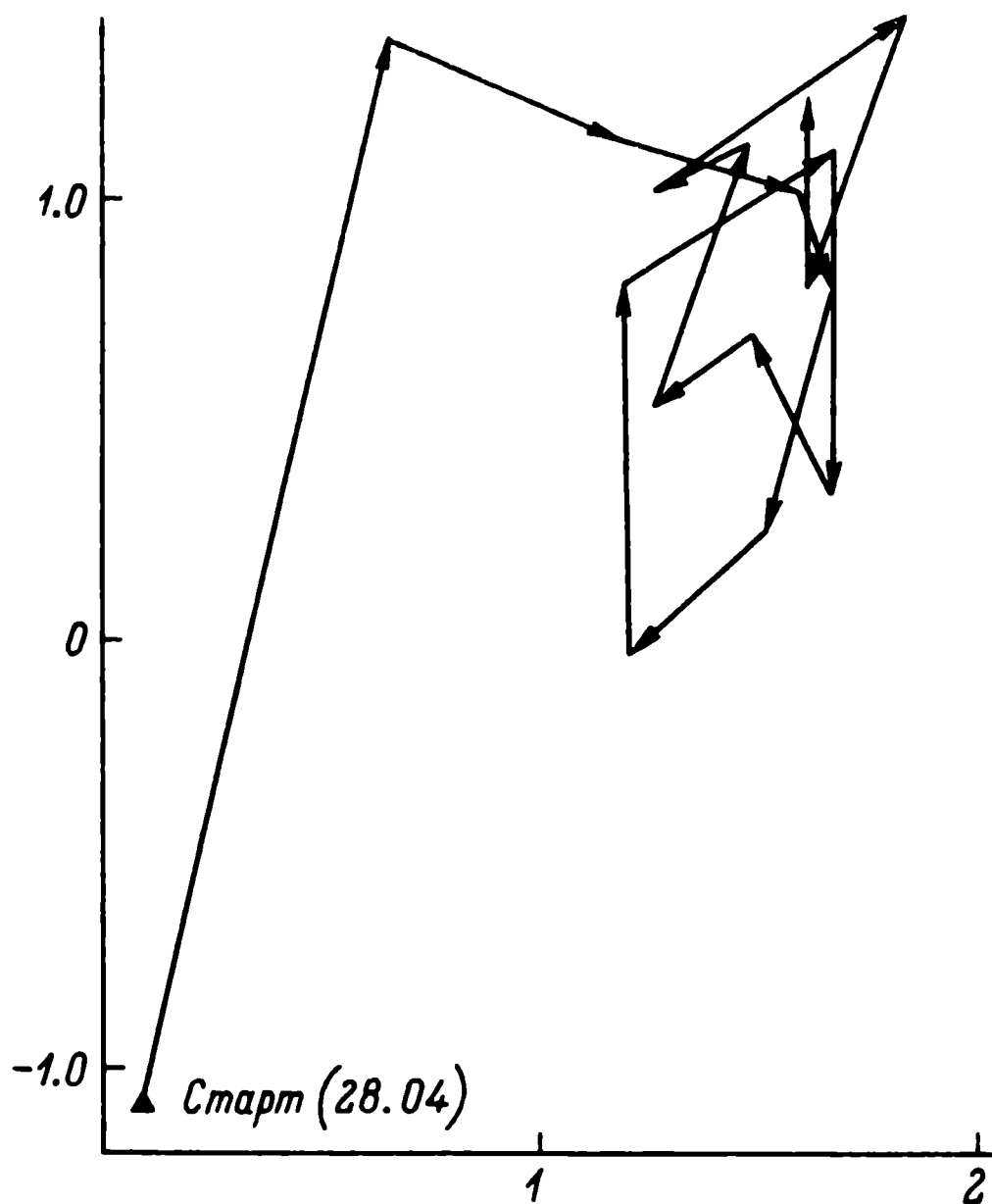


Рис. 2. Взаимосвязь биомасс хищного зоопланктона и фильтраторов в течение вегетационного сезона.

На оси абсцисс — логарифм биомассы фильтраторов; на оси ординат — логарифм биомассы хищников.

простейшие были дополнительным источником пищи для хищного зоопланктона в этот период.

Характер изменений средних за сезон величин биомассы зоопланктона в прудах, сильно различавшихся применяемыми средствами интенсификации рыбоводного процесса, представлен на рис. 3. Как видно, кривая этой зависимости имеет куполообразный вид с максимумом развития зоопланктона при плотности годовиков карпа 4 тыс. экз./га. Такой характер зависимости объясняется тем, что воздействие карпа на экосистему пруда не ограничивается только выеданием им кормовых ресурсов. Увеличение плотностей выращиваемых карпов способствует ускорению биологического круговорота веществ за счет усиления роющей, перемешивающей, минерализующей и удобряющей деятельности рыб. При оптимальной проточности опытных прудов, обеспечивающей вынос из них излишков органических веществ, в прудах создаются хороший кислородный режим и оптимальная для выращивания рыбы структура зоопланктона. Все это приводит к повышению уровня его развития (рис. 3, левая часть кривой). В промышленных прудах с малым водообменом при плотностях годовика карпа свыше 4 тыс. экз./га (рис. 3, правая часть кривой) и больших объемах вносимых комбикормов происходит накопление органических веществ, наблюдаются кислородная стратифика-

ция и преобладание процессов деструкции органических веществ над их продукцией. К августу в таких прудах органическое загрязнение выявляется в полной мере. Отмирание фитопланктона с последующим разложением больших масс синезеленых водорослей резко ухудшает кислородный режим прудов. Совместное действие описанных факторов приводит к снижению развития зоопланктона (рис. 3, правая часть кривой).

Питание карпа в двух рассмотренных группах прудов резко различается. Как показали исследования Т. В. Копыловой (1983), в опытных нагульных прудах часть естественной пищи в рационе карпов составляет около 40 %, в промышленных около 16 %. Г. Г. Винберг (Винберг, Ляхнович, 1965) 20 лет назад теоретически рассчитал, что при любых средствах интенсификации в не-проточных прудах кислородный режим будет удовлетворительным только в том случае, если около половины рыбопродукции будет получено за счет естественных кормовых ресурсов прудов. Не случайно поэтому при плотных посадках карпов и интенсивном их кормлении часто наблюдаются заморы даже в хороших, высоко-продуктивных прудах. Это результат неправильного соотношения рыбопродукции, получаемой за счет продукционных процессов, протекающих в прудах, и той ее части, которая обеспечивается за счет искусственных кормов.

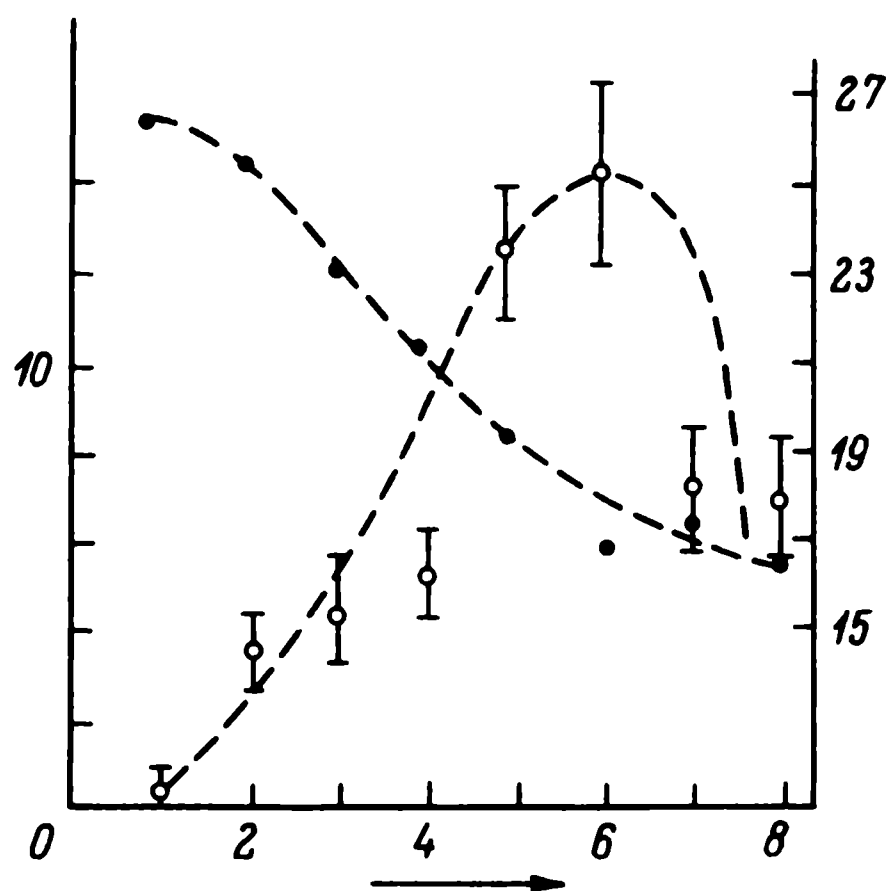


Рис. 3. Изменения количественного развития зоопланктона и его  $P/B$ -коэффициентов в зависимости от интенсивности рыбоводного процесса в прудах.

На оси абсцисс — виды интенсификации (стрелкой указано направление ее усиления); на оси ординат: слева — средняя за сезон биомасса зоопланктона, ккал/м<sup>2</sup>, справа —  $P/B$ -коэффициенты (средняя за сезон). Белый кружок — средняя за сезон биомасса; черный кружок —  $P/B$ -коэффициент. Виды интенсификации: 1 — неудобренные, незарыбленные пруды; 2 — удобренные, незарыбленные; 3 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 0.5 тыс. экз./га, удобренные пруды; 4 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 1.0 тыс. экз./га, удобренные пруды; 5 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 2 тыс. экз./га, удобренные пруды, искусственное кормление комбикормами, кормовой коэффициент (к. к.), 6 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 4 тыс. экз./га, удобренные пруды, кормление комбикормами при к. к. = 5; 7 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 6 тыс. экз./га, удобренные пруды, кормление комбикормами при к. к. = 5; 8 — карпы 1<sup>+</sup> плотностью 8 тыс. экз./га, удобренные пруды, кормление комбикормами при к. к. = 5.

Большое влияние на рыбопродуктивность прудов оказывает развитие зоопланктона в течение вегетационного периода, позволяющее судить о потенциальной обеспеченности карпов естественной пищей. Проследив сезонное развитие зоопланктона в прудах различной продуктивности, Н. А. Дунке (1958) обнаружила пять типов количественного развития зоопланктона в течение сезона. I — с одним максимумом развития в конце мая; II — с двумя максимумами — бóльшим в конце мая и меньшим в конце августа; III — с двумя равными максимумами в те же периоды; IV — с двумя максимумами в то же время; второй максимум больше первого; V — с максимумом в конце лета без характерной для II—IV типов летней депрессии развития зоопланктона.

Сезонные изменения биомассы зоопланктона в рыбоводных прудах Белоруссии (%), рассчитанные как средние за последние 13 лет в условиях интенсивного рыбоводства, оказались близкими к IV типу по классификации Н. А. Дунке.

| Май  | Июнь | Июль | Август | Сентябрь |
|------|------|------|--------|----------|
| 23±6 | 19±4 | 13±5 | 30±7   | 15±3     |

В практике прудового рыбоводства бытует мнение о наличии прямой положительной связи уровня развития естественной кормовой базы и доли естественной пищи в рационе карпов. По данным Т. В. Копыловой (1983), за счет зоопланктона в выростных прудах формируется в среднем 11, в нагульных 7 % от общей рыбопродуктивности. При питании естественными кормами доминируют организмы бентоса. Сопоставление в прудах без искусственных кормов в течение сезона доли естественной пищи в рационе карпов (в процентах) с величинами суммарной биомассы зоопланктона и зообентоса выявило наличие слабой корреляционной связи между этими показателями ( $r=0.35$ ). В прудах, в которых карпов кормили искусственными кормами от момента зарыбления, до середины июля корреляционная связь была слабо положительная ( $r=0.55$ ), во второй половине сезона она не обнаруживалась ( $r=0.14$ ).

Таким образом, по величинам биомасс естественных ресурсов пруда трудно устанавливать прямую связь с рыбопродуктивностью. В условиях интенсивного рыбоводства это осложняется резким ухудшением параметров среды обитания для рыб, которые активно потребляют кормовые ресурсы прудов.

Общий интерес представляют количественные взаимоотношения в прудах зоо- и фитопланктона. На рис. 4 показан характер связи продукции зоопланктона и фитопланктона в нагульных прудах. Восходящая левая часть кривой на рис. 4 отражает данные, полученные на опытных прудах в пределах всего диапазона интенсификации рыбоводного процесса. В прудах был 4—5-кратный за сезон выращивания карпов водообмен и доминировали в фитопланктоне мелкие зеленые водоросли. В этих условиях развитие зоопланктона находилось в прямой зависимости от про-

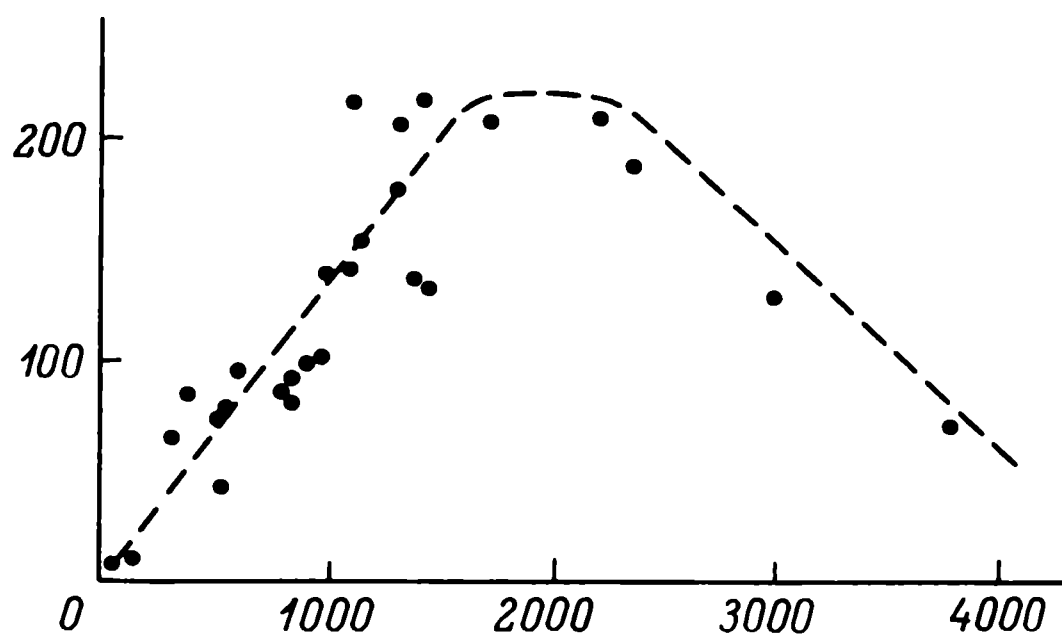


Рис. 4. Зависимость продукции зоопланктона за вегетационный сезон от продукции фитопланктона за то же время в нагульных прудах.

На оси абсцисс — продукция фитопланктона, ккал/м³; на оси ординат — продукция зоопланктона, ккал/м³

продукции фитопланктона. Высокая положительная корреляция продукции зоопланктона с первичной продукцией была получена при изучении различных по продуктивности озер (Иванова, 1981). Правая нисходящая часть кривой на рис. 4 отражает данные, полученные на производственных прудах со слабой проточностью, высокой степенью интенсификации и доминированием в фитопланктоне (до 90 % биомассы) колониальных синезеленых водорослей. В таких условиях проявляется обратная зависимость развития зоопланктона от продукции фитопланктона.

Итак, количественное уменьшение промежуточного звена пищевой цепи (зоопланктона) приводит к замедлению скорости трансформации энергии первичного звена и накоплению органических веществ в прудовой экосистеме, переходу с пастбищного на детритный тип пищевых взаимоотношений. В таких прудах отмечено угнетение развития бактериального звена (Воронова, 1985). Детальный анализ трофических взаимоотношений в зоопланктонных сообществах в карповых прудах Белорусской ССР с различным уровнем интенсификации сделан в ранее опубликованных работах (Камлюк, 1979; Камлюк и др., 1983).

Величины  $P/V$ -коэффициентов зоопланктона уменьшаются по мере усиления интенсификации рыбоводного процесса (рис. 3). Причина этого — в обратной зависимости величин  $P/V$ -коэффициентов от плотности популяций видов, входящих в состав сообщества зоопланктона (Камлюк, Ляхнович, 1977б).

Таким образом, стратегия сообщества зоопланктона и популяций доминирующих видов определяется действием рыб и особенностями связей зоопланктона с его пищевыми объектами. Общая направленность продукционных процессов в карповых прудах в связи с ростом интенсификации рыбоводного процесса приводит к значительным перестройкам связей между отдельными сообществами и внутри них, к их разбалансировке. В итоге таких перестроек наблюдается переход растительноядного зоопланктона с пастбищных цепей питания на детритные и, как следствие этого, ухудшение

кислородного режима прудов. Поэтому стали еще более интенсивными поиски методов активного регулирования газового режима и интенсификации процессов самоочищения в рыбоводных прудах. Так же, как и корректировка методов минерального удобрения с учетом особенностей отдельных прудовых экосистем, путей направленного воздействия на естественную кормовую базу рыб и подбор структуры стада выращиваемых рыб таким образом, чтобы пищевые ресурсы разных трофических уровней изымались в количествах, пропорциональных образуемой продукции. Как подчеркнул Г. Г. Винберг (1984), решение этих важных научных и практически значимых задач требует высокого общетеоретического уровня исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

**Арендарчук В. В.** Индольные вещества в продуктах разложения некоторых видов синезеленых водорослей // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 61—63.

**Астапович И. Т., Домбровский В. К., Ляхнович В. П., Камлюк Л. В., Просяник Л. З., Головнев В. И., Воронова Г. П., Марцинкевич Л. А., Копылова Т. В.** Влияние интенсификационных мероприятий на продуктивность биологических сообществ в рыбоводных прудах в условиях Белоруссии // Основы биопроductивности внутренних водоемов Прибалтики: Материалы 18-й науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975. С. 280—284.

**Астапович И. Т., Ляхнович В. П., Воронова Г. П., Головнев В. И., Копылова Т. В., Камлюк Л. В., Марцинкевич Л. А., Просяник Л. В.** Эффективность использования биологических ресурсов прудов при различных условиях интенсификации рыбоводства в БССР // Тез. докл. 4-го съезда ВГБО. Киев, 1981. Т. 2. С. 114—115.

**Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.** Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979а. С. 58—72.

**Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.** Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л. 1979б. С. 169—172.

**Винберг Г. Г.** Взаимозависимость общегидробиологических и рыбохозяйственно-гидробиологических исследований // Актуальные вопросы гидробиологии. Л., 1984. С. 3—10. (Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ; Вып. 223).

**Винберг Г. Г., Ляхнович В. П.** Удобрение прудов. М., 1965. 270 с.

**Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А.** Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 5. С. 676—687.

**Воронова Г. П.** Роль бактерий в продукционных процессах рыбоводных прудов Белоруссии при различной степени интенсификации рыбоводства: Автореф. дис. . канд. биол. наук. Минск, 1985. 22 с.

**Галковская Г. А.** Продуктивность сообщества зоопланктона в рыбоводных прудах и факторы, ее определяющие // Тр. БелНИИРХ, 1973. Т. 9. С. 243—256.

**Галковская Г. А.** Влияние минеральных удобрений и зарыбления на развитие и продуктивность зоопланктона в прудах // Тр. БелНИИРХ. 1974. Т. 10. С. 66—76.

**Галковская Г. А., Ляхнович В. П.** Продукция прудового зоопланктона. Сообщ. 1. Продукция ветвистоусых рачков *Daphnia pulex* (De Geer) и *Daphnia longispina* O. F. Müller в опытных прудах (рыбхоз Изобелино) // Гидробиол. журн. 1966. Т. 2, № 4. С. 8—15.

**Дунке Н. А.** Зоопланктон и бентос опытных прудов в 1955 г. и питание молоди амурского сазана // Тр. биол. ст. на оз. Нарочь. 1958. Вып. 1. С. 143—162.

**Замана Г. Т., Шестерин И. С.** Накопление сероводорода в придонном слое рыбоводных прудов // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1981. Т. 32. С. 118—123.

**Иванова М. Б.** Соотношение трофических уровней в планктоне пресных вод // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 2. С. 199—209.

**Камлюк Л. В.** Особенности формирования зоопланктона и его использование в нагульных карповых прудах разной плотности зарыбления // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по товарному прудов. и озер. рыб. хоз-ву. М., 1978. С. 39—40.

**Камлюк Л. В.** Эффективность биотической трансформации энергии в нагульных карповых прудах // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 246—257.

**Камлюк Л. В.** Чистая эффективность роста массовых видов ракообразных прудового зоопланктона // Вестн. Белорус. гос. ун-та. 1983. Сер. 2, № 3. С. 30—33.

**Камлюк Л. В., Докучаева С. И.** Влияние рыб на формирование сообщества зоопланктона в нагульных карповых прудах // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Совершенствование биотехники прудового рыбоводства» / ВНИИПРХ. М., 1980. С. 106—108.

**Камлюк Л. В., Ляхнович В. П.** Плодовитость некоторых прудовых ракообразных при разной интенсивности элиминации // Журн. общ. биологии. 1977а. Т. 38, № 2. С. 277—284.

**Камлюк Л. В., Ляхнович В. П.** Динамика и продукция популяций массовых видов ветвистоусых ракообразных прудового зоопланктона // Гидробиол. журн. 1977б. Т. 13, № 1. С. 50—57.

**Камлюк Л. В., Ляхнович В. П., Ласточкина Т. М.** Влияние плотности посадки рыб на структуру сообщества зоопланктона в прудах // Тр. БелНИИРХ. 1975. Т. 11. С. 168—173.

**Камлюк Л. В., Ляхнович В. П., Копылова Т. В.** Эффективность использования зоопланктона в карповых прудах // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 4(3). С. 756—760.

**Камлюк Л. В., Ляхнович В. П., Астапович И. Т., Просяник Л. В., Воронова Г. П.** Соотношения некоторых звеньев пищевых цепей в рыбоводных прудах // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983. С. 163—168.

**Копылова Т. В.** Состав, величина рациона и приросты двухлетнего карпа при разной плотности зарыбления в условиях экспериментальных и производственных прудов // Биологические основы освоения реконструкции и охраны животного мира Белоруссии: Тез. докл. 5-й зоол. конф. Минск, 1983. С. 31—32.

**Копылова Т. В., Камлюк Л. В., Ворошек Т. П.** Влияние плотности зарыбления выростных прудов на величину и степень выедания кормовой биомассы // Итоги и перспективы гидробиологических исследований в Белоруссии: Материалы сес. Белорус. отд-ния ВГБО. Минск, 1983. С. 114—119.

**Ляхнович В. П.** О количественном учете зоопланктона в рыбоводных прудах // Тр. ВГБО. 1955. Т. 6. С. 211—216.

**Ляхнович В. П.** Биотический баланс вещества и энергии и его регулирование в экосистемах рыбоводных прудов // Итоги исследования по Международной биологической программе в Белорусской ССР. Минск, 1974. С. 42—46.

**Ляхнович В. П., Астапович И. Т., Галковская Г. А., Головнев В. И., Воронова Г. П., Домбровский В. К., Копылова Т. В., Марцинкевич Л. А., Просяник Л. В.** Влияние минеральных удобрений и зарыбления на биотический баланс веществ и поток энергии в прудах // Тр. БелНИИРХ. 1974. Т. 10. С. 4—19.

**Печень Г. А.** Продукция ветвистоусых ракообразных озерного планктона: Автореф. дис. . канд. биол. наук. Минск, 1964. 18 с.

**Просяник Л. В., Астапович И. Т.** Об использовании первичной продукции планктона в выростных прудах // Проблемы развития рыбоводства в Белорусской ССР и прибалтийских республиках: Тез. докл. науч.-практ. конф. Минск, 1981. С. 70—72.

**Филатов В. И.** Потребление, усвоение и использование зоопланктона в процессе роста и обмена молодью карпа (*Cyprinus carpio* L.): Автореф. дис. . канд. биол. наук. М., 1974. 16 с.

**Шестерин И. С.** Продукты физико-химического окисления органических веществ и их возможная роль в развитии токсикозов в рыбоводных прудах // Экология. 1978. № 4. С. 56—61.

**Щербаков А. П.** Соотношение размеров и веса у пресноводных планктонных рачков // Докл. АН СССР. 1952. Т. 34, вып. 1. С. 153—156.

**Krüger A.** Przemiany azotowe w stawach karpowych — hipoteza mechanizmu toksycznosci azotu czasteczkowego // Gosp. rybna. 1980. N 3. P. 10—13.

# СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОЕМАХ РАЗНОГО ТИПА

*Н. М. Крючкова*

Белорусский государственный университет им. В. И. Ленина, Минск

В качестве показателя, характеризующего водоем, часто используют развитие в нем зоопланктона. Анализируя многолетние данные по зоопланктону разных водоемов в связи с их эвтрофированием, многие авторы отмечали большую стабильность его видового состава, который сохраняется практически неизменным десятилетиями (Patalas, Salki, 1973) и даже столетиями (Pejler, 1975; Cannon, Stemberger, 1978). Столь же консервативны численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ) планктонных животных. Так, например, исследования зоопланктона высокоэвтрофного оз. Мендота, выполненные в течение 1894—1896 и 1976—1980 гг., показали, что изменения  $N$  и  $B$  животных планктона в годы, следующие друг за другом, в пределах каждого срока наблюдений были гораздо большими, чем в целом между двумя отрезками времени, разделенными восьмьюдесятью годами (Pedros-Alio, Brock, 1985).

В настоящее время в паспорт озер наряду с данными по гидрологии, гидрохимии включают среди прочих гидробиологических показателей численность и биомассу зоопланктона, соотношение основных систематических групп планктонных животных. Эти данные используются при классификации озер, а также ориентировочного определения их рыбопродуктивности (Китаев, 1984).

В водоемах разного трофического типа и степени загрязнения складываются определенные соотношения между основными систематическими группами зоопланктона: Cladocera, Copepoda, Rotatoria. Они сохраняются практически без изменения на протяжении длительных периодов, если водоем не подвергается заметным внешним воздействиям. Например, в озерах Нарочь, Мястро, Баторино эти соотношения приблизительно одни и те же уже почти четыре десятка лет, в течение которых в этих озерах проводились регулярные наблюдения за пелагическим зоопланктоном. Можно предполагать, что соотношения между отдельными группами планктонных животных могут характеризовать не только отдельный водоем или водоток, но целую группу водоемов, близких по трофическому типу или степени загрязнения.

В данной работе собраны литературные данные по количественному развитию зоопланктона в озерах, прудах, водохранилищах, реках, расположенных в основном на территории БССР. Рассчитана доля отдельных групп в общей численности планктонных животных. Она точнее, чем биомасса, характеризует обилие животных и всеми авторами определяется более или менее одинаково. Сложнее дело обстоит с биомассой. Для расчета ее одни исследователи используют стандартные массы тела планктонных животных



(Петрович, 1973; Найнайте, 1977), другие — уравнения, связывающие массу особей отдельных видов с длиной их тела (Крючкова, 1968; Камлюк, 1979), третьи — обобщенные для разных групп планктонных животных уравнения Е. В. Балускиной и Г. Г. Винберга (1979).

Кроме данных по водоемам БССР мы также использовали материалы многолетних круглогодичных наблюдений за зоопланктоном крупнейших озер нашей страны.

К олиготрофным озерам были отнесены озера Байкал и Севан. Величины, характеризующие относительное значение отдельных групп в общей численности зоопланктона в этих озерах, для каждого из них представляли собой средние за 15—20 лет исследований (Кожов, Помазкова, 1973; Мешкова, 1973). Между общей численностью зоопланктона и уровнем воды в озерах существует тесная обратная связь (Крючкова, 1983). Озеро Севан по биологическим показателям было типично олиготрофным только до начала понижения его уровня (1957 г.). Искусственное снижение уровня воды в оз. Севан привело к возрастанию количества планктонных животных в нем в среднем в 2 раза. В озере стало наблюдаться «цветение» воды синезелеными водорослями. Доля коловраток в зоопланктоне при этом увеличилась с 11.7 до 26.5 %. Однако общий уровень развития зоопланктона в оз. Севан до 1969 г. характеризовал его как олиготрофный водоем.

Еще более длительными, чем в озерах Байкал и Севан, были временные ряды наблюдений для озер Нарочь, Мястро, Баторино: исследования на этих озерах начались в 1947 г. и продолжаются по настоящее время (Петрович, 1973; Крючкова и др., 1985). Менее продолжительными были наблюдения на оз. Красном (Андронникова, 1970), литовских озерах Дуся, Галстас, Шлавантас, Обялия (Найнайте, 1977). Небольшой ряд наблюдений мог быть причиной того, что количественное развитие некоторых групп зоопланктона в отдельных озерах (в частности, коловраток в литовских озерах) заметно отличалось от средних значений, характерных для озер такой же трофности.

Нами были использованы также разовые наблюдения на озерах Браславской и Нарочанской групп, проведенные в августе 1947—1948 гг. (Петрович, 1954), данные по зоопланктону для участков рек Волги (Крючкова и др., 1975), Свислочь (Остапеня и др., 1984; данные автора), Днепр (Михеева и др., 1973), Припять (Бабицкий, 1975), Неман и Западная Двина (материалы любезно предоставлены В. А. Бабицким). Обобщение данных показало, что с возрастанием трофности водоемов относительная численность ветвистоусых ракообразных увеличивается (с 7.5 до 48 %), веслоногих — снижается (с 75 до 30 %) (табл. 1)

Общеизвестен копеподный характер зоопланктона олиготрофных озер. Так, по данным Т. П. Куликовой (1982), в зал. Большое Онего Онежского озера в течение вегетационного сезона в планктоне преобладали *Sorgeroda* (свыше 70 % от общей численности). Некоторые авторы используют копепод для характеристики разных

**Относительная численность представителей основных систематических групп зоопланктона в водоемах разного типа (за вегетационный сезон)**

| Тип водоема     | Число водоемов | Доля от общей численности животных зоопланктона, % |           |           |
|-----------------|----------------|----------------------------------------------------|-----------|-----------|
|                 |                | Copepoda                                           | Cladocera | Rotatoria |
| Олиготрофный    | 2              | 74.5±5.1                                           | 7.5±6.0   | 18.0±7.6  |
| Мезоэвтрофный   | 11             | 53.2±8.8                                           | 21.2±7.2  | 25.6±10.2 |
| Высокоэвтрофный | 6              | 30.3±7.7                                           | 49.7±7.7  | 20.0±11.8 |
| Политрофный     | 48             | 6.0±6.5                                            | 6.7±3.3   | 87.3±9.5  |

участков моря. Например, Ж. П. Эрхард и Ж. Сажен (1984) пришли к выводу, что Copepoda (взрослые, науплиусы и копепоиды) составляют в открытой части Средиземного моря более 90 % от численности зоопланктона, в прибрежных водах — не более 80 %.

Изменение относительной доли основных групп ракообразных в планктоне — хороший показатель трофических условий Великих озер (Cannon, Stemberger, 1978). Обычно каляниды лучше всего адаптированы к олиготрофным условиям в этих озерах, а кладоцеры и циклопиды более обильны в эвтрофных водоемах. Та же тенденция наблюдается и в озерах Гурон, Эри, Онтарио (Patalas, 1972), Мичиган (Cannon, 1972, 1975).

Доля коловраток в зоопланктоне водоемов разного трофического типа менялась незакономерно и составляла 18—22 % в олиго- и высокоэвтрофных озерах и около 26 % в мезоэвтрофных, в среднем около 22 % от общей численности (табл. 1). Как отмечали Каннон и Стембергер (Cannon, Stemberger, 1978) на примере оз. Мичиган, увеличение общего количества коловраток более показательно для индикации трофии озер, чем относительное значение в планктоне отдельных видов этих животных.

В экспериментальных рыбоводных прудах рыбхоза «Изобелино» соотношения отдельных групп зоопланктона практически были такими же, как в высокоэвтрофных водоемах. При поступлении органического загрязнения (например, в производственных рыбоводных прудах «Свислочь») резко (почти в 5 раз) снижалась доля ветвистоусых ракообразных и возрастала доля коловраток (до 78 %). Так же высоко относительное значение коловраток в общей численности зоопланктона в биологических прудах, заполненных сточной жидкостью промышленных предприятий (87 % от общей численности) или хозяйственно-бытовыми стоками (97 %).

В водотоках складываются иные, чем в водоемах, количественные соотношения между отдельными группами зоопланктона (табл. 2). Даже в наиболее чистых реках Белоруссии (Западная Двина, Припять), которые условно можно отнести к водам мезотрофного типа, в зоопланктоне основное значение имеют коловратки (около 60 % от общей численности). Веслоногие ракообразные составляют около 30 %. В более продуктивных водах

Т а б л и ц а 2

## Соотношение отдельных групп зоопланктона в разных реках \*

| Река           | Доля от общей численности животных планктона, % |           |           |
|----------------|-------------------------------------------------|-----------|-----------|
|                | Copepoda                                        | Cladocera | Rotatoria |
| Западная Двина | 27.3                                            | 11.1      | 61.6      |
| Припять        | 34.7                                            | 5.7       | 59.6      |
| Неман          | 11.3                                            | 6.8       | 81.9      |
| Днепр          | 14.6                                            | 10.2      | 75.2      |
| Свислочь       | 8.9                                             | 8.0       | 83.1      |

\* Наблюдения проводились: на р. Свислочь в мае—октябре, Днепре — в июне—сентябре, на остальных реках — в августе.

рек Неман и Днепр роль коловраток еще более возрастает, а Сорерода снижается. Из всех изученных рек наиболее загрязненная Свислочь. На выходе реки из города относительное значение коловраток в планктоне приближается к величине, характерной для биологических очистных прудов.

Изменение соотношения разных групп животных в планктоне рек может быть прослежено на разных участках реки Свислочь. Зоопланктон в этой реке изучался нами в течение 1972—1973 гг. Выше города река характеризовалась как чистый водоток. Доля веслоногих раков в планктоне этого участка реки составляла 62.5 %. В черте города река получала загрязнение и в связи с этим возрастала роль коловраток в планктоне (до 96 %) Такое их количество обычно наблюдается в биологических очистных прудах. Однако в результате процессов самоочищения наметилось постепенное увеличение относительного количества Сорерода. В районе пос. Лапич (150 км ниже города) доля копепод составляла 22.3 %, снизилась и доля коловраток в общей численности зоопланктона.

Таким образом, в реках и водоемах с увеличением загрязнения прослеживается в общих чертах та же тенденция снижения доли ракообразных и возрастание значения коловраток в общей численности зоопланктона.

Общая численность животных планктона в ряду изученных водоемов возрастает более чем в 2 тыс. раз (табл. 3). Как видно

Т а б л и ц а 3

Общая численность зоопланктона,  $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>, и средняя масса особи,  $w$ , мг сырой массы, в водоемах разного типа

| Тип водоема     | $N$               | $w$                  |
|-----------------|-------------------|----------------------|
| Олиготрофный    | $12.5 \pm 6.6$    | $0.0250 \pm 0.010$   |
| Мезоэвтрофный   | $79.0 \pm 37.2$   | $0.0178 \pm 0.0071$  |
| Высокоэвтрофный | $170.6 \pm 59.5$  | $0.0155 \pm 0.0047$  |
| Политрофный     | $25874 \pm 14023$ | $0.00494 \pm 0.0024$ |

из табл. 3, средняя масса зоопланктеров снижалась почти в 5 раз в направлении от олиготрофных до сильно загрязненных водоемов. Эти различия, вероятно, были бы еще более четко выражены при большем единообразии предпосылок, принятых разными авторами при определении биомассы.

Все сказанное выше хорошо проиллюстрировано на рис. 1, из которого видно, что по мере возрастания трофности водоемов относительное значение ветвистоусых раков в планктоне растет. Роль веслоногих раков в общей численности в этом же ряду водоемов закономерно уменьшается, резко увеличивается доля коловраток. В загрязненных водах с чрезвычайно высокими биомассами фитопланктона в зоопланктоне снижается доля Cladosega.

Таким образом, во всех изученных нами водоемах отчетливо прослеживается связь относительного значения отдельных групп животных планктона с трофностью водоемов или степенью их загрязнения. В качестве критерия трофности водоемов нами была использована концентрация в воде общего фосфора. Для большинства водоемов мы, к сожалению, не располагаем такими величинами. Поэтому рассмотрим этот вопрос на примере хорошо изученных озер разного трофического типа — Нарочь, Мястро, Баторино (полученные в течение 30 лет материалы), и биологических очистных прудов (данные для 30 прудов разных районов Белоруссии за разные годы).<sup>1</sup>

Зависимость относительной доли отдельных групп животных в общей численности зоопланктона от концентрации общего фосфора ( $P_{\text{общ}}$ ) в изученных водоемах может быть описана уравнением прямой (рис. 2) для

$$\begin{aligned}\text{Copepoda } y &= 17.64 - 18.31x, \quad r = -0.988, \\ \text{Rotatoria } y &= 65.5 + 26.7x, \quad r = 0.950, \\ \text{Cladocera } y &= 104.2 + 55.6x, \quad r = 0.900,\end{aligned}$$

где  $x$  —  $\lg P_{\text{общ}}$  (мг/л),  $y$  — относительная доля соответствующей группы животных в общей численности зоопланктона, %.

Для первых двух групп животных эта зависимость, как видно из рис. 2, получена в широком диапазоне концентраций фосфора, различающихся между собой в природных водоемах почти в 200 раз. Для Cladosega эта связь установлена на примере озер разной трофности, отличающихся концентрациями фосфора только в 2 раза. Эти животные неоднозначно реагируют на изменения условий в водоемах, и для их развития, вероятно, оптимальны условия эвтрофных водоемов.

В чем же причина отмеченных различий в преобладании отдельных групп зоопланктона? Ричман и Додсон (Richman, Dodson, 1983) предположили, что количество и качество пищи представляет собой важнейший фактор во временной динамике и распространении калянид и кладоцер. Эвтрофикация озер определяет

Концентрация фосфора в этих водоемах была определена Т. В. Жуковой.

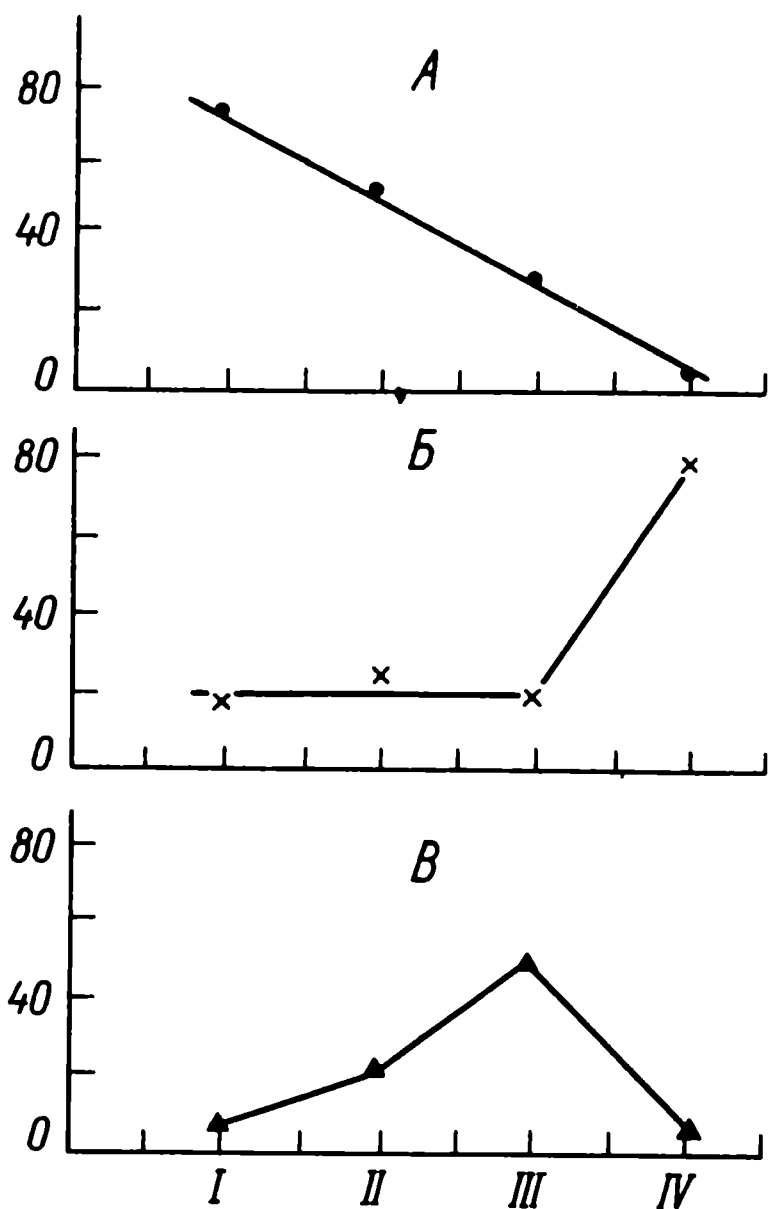


Рис. 1. Изменение относительного количества *Copepoda* (А), *Cladocera* (Б), *Rotatoria* (В) в общей численности зоопланктона в олиго- (I), мезо- (II), высокоэвтрофных (III) и сильно загрязненных (IV) водоемах.

На оси ординат — доля соответствующей группы животных в общей численности зоопланктона, %.

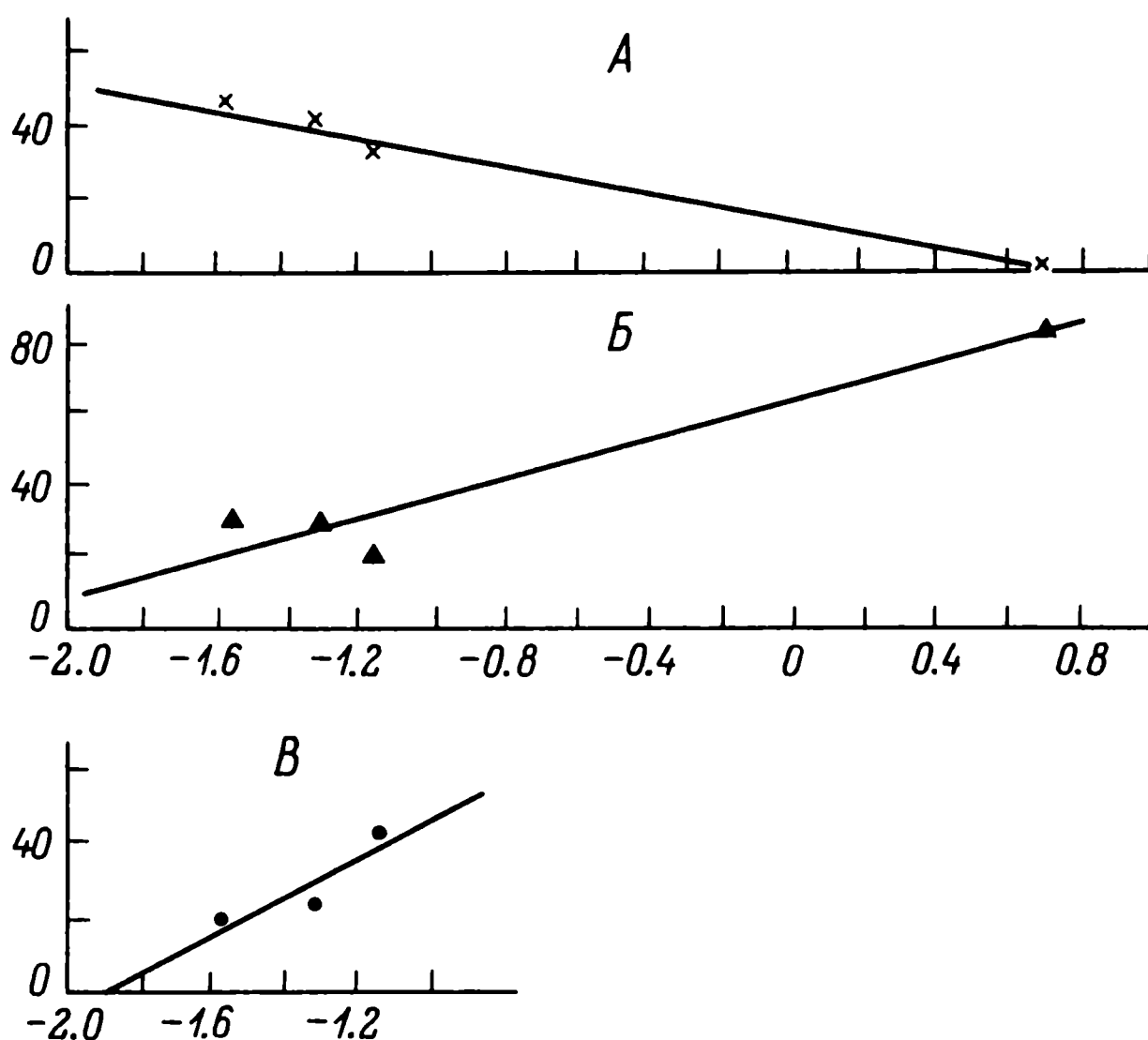


Рис. 2. Относительное количество *Copepoda* (А), *Rotatoria* (Б), *Cladocera* (В) в общей численности зоопланктона и концентрация общего фосфора в водоемах разной трофности и степени загрязнения.

На оси абсцисс — относительное количество животных, %; на оси ординат — логарифм концентрации общего фосфора, мг/л.

их обилие в зависимости от степени изменения количества и качества пищи. Сравнение состава пищи зоопланктеров из олиготрофных озер и водоемов более высокой продуктивности было выполнено Пейлером (Pejler, 1983). Он показал, что животные из эвтрофных водоемов потребляют частицы небольшого размера. В озерах низкой трофии они питаются более крупными частицами.

Мак-Наут (McNaught, 1975) объяснял сукцессию зоопланктона при эвтрофировании озер в направлении от каляноидного к кладоцерному следующим образом. Веслоногие раки имеют менее густой фильтрационный аппарат, который позволяет им эффективно и с меньшей затратой энергии отфильтровывать водоросли при их низких концентрациях. По сравнению с ветвистоусыми раками они имеют более высокую фильтрационную активность и скорость питания. При одинаковых пищевых условиях босмины, например, не могут образовывать заметной плотности из-за низкой скорости фильтрации. В то же время небольшая продолжительность развития до половозрелости, сравнительно высокая скорость рождаемости и способность потреблять водоросли разного размера обеспечивает диффузию рачков этого рода в эвтрофные озера.

По данным Мак-Наута, каляниды доминируют в олиготрофных озерах при концентрации пищи около 925 кл./мл. Нижний предел концентрации пищи, при котором встречаются дафнии, составляет около  $10^3$  кл./мл (Porter et al., 1982).

Большинство представителей Cladocera в эвтрофных и высокоэвтрофных водоемах имеют определенные преимущества по сравнению с веслоногими раками. Одна из причин этого — способность их питаться в условиях густых взвесей. По мнению Гливича (Gliwicz, 1977), кладоцера могут защищать свой фильтрационный аппарат от попадания в него крупных частиц, сужая щель между створками карапакса. В эвтрофных водоемах, характеризующихся резкими колебаниями численности и биомассы наннопланктона, бактерий и сетного фитопланктона, большее развитие получают тонкие фильтраторы и ракообразные с широким спектром питания (Садчиков, 1983). Таким же образом преобладание Ceropoda в олиго-, а Cladocera — в эвтрофных водах объясняют Ричман и Додсон (Richman, Dodson, 1983). Однако они полагают, что каляниды способны питаться как при очень низких, так и очень высоких концентрациях пищи. В то же время положение о преобладании калянид в высокотрофных водах пока не подтверждается литературными данными (Cannon, Stemberger, 1978; Крючкова и др., 1985). Более того, наши наблюдения на биологических прудах показали, что в политрофных водоемах, каляниды, как правило, отсутствуют. В таких водоемах наряду с высокими численностями ветвистоусых раков в массе развиваются коловратки (до 100—150 тыс. экз./л). Это показывает, что ветвистоусые раки и коловратки лучше приспособлены по сравнению с диаптомусами к отфильтровыванию густых взвесей водорослей, характерных для этих водоемов.

При эвтрофировании водоемов в планктоне появляются более мелкие виды с простыми жизненными циклами и высокой скоростью размножения (Gliwicz, 1969; Odum, 1969)

В настоящее время среди исследователей сложилось вполне определенное мнение о том, что с возрастанием трофности водоемов в них происходит замещение крупных форм зоопланктона мелкими. Для объяснения возможных причин этого явления выдвигались многочисленные гипотезы. Было замечено, что при нарастании количества синезеленых водорослей из планктона начинают исчезать некоторые крупные виды, такие как дафнии. Крупные колонии водорослей и их нити могут быть токсическими или неполноценными в пищевом отношении для планктонных ракообразных или засорять их антенны (Webster, Peters, 1978; Porter, Orcutt, 1980; Lampert, 1981; Holm, Ganf, 1983; Holm, Shapiro, 1984). Дафнии способны сужать щель карапакса (Gliwicz, 1980; Gliwicz, Siedlar, 1980), увеличивать скорость отбрасывания синезеленых водорослей от фильтрационных придатков и пищевого желобка. Это снижает их потребление и уменьшает рацион животных (Burns, Rigler, 1967; Gliwicz, 1980; Gliwicz, Siedlar, 1980). Снижение потребления пищи дафниями является одним из механизмов, с помощью которого при увеличении концентрации синезеленых водорослей понижается плодовитость рачков в водоеме (Gliwicz, 1977).

Однако на увеличение концентрации крупных синезеленых водорослей разные виды кладоцер реагируют не однозначно. Как показали недавние экспериментальные исследования (Porter, McMonough, 1984), из всех изученных видов (*Daphnia magna*, *D. parvula*, *Ceriodaphnia lacustris*, *Bosmina longirostris*) стрессовые явления как реакция на синезеленые водоросли наблюдаются только у таких крупных форм, как *D. magna*. У них увеличивается скорость отбрасывания пищи и дыхания. Это значительно понижает энергетические резервы особей на рост и размножение. В то же время мелкие представители ветвистоусых (например, босмины) способны плавать между нитями синезеленых водорослей (Webster, Peters, 1978) и отбрасывать их нити ростром. Важно, что скорость движения мандибул и ширина щели карапакса у животных этих видов не зависит от концентрации синезеленых водорослей.

На основании изложенного можно сделать вывод, что различия в поведении животных в ответ на возрастание концентрации синезеленых водорослей могут привести к изменениям структуры сообществ зоопланктона. Большинство исследователей связывают преобладание мелких форм кладоцер в эвтрофных водоемах с массовым развитием нитчатых и крупных колониальных синезеленых водорослей. Рассмотрим в этом плане имеющиеся в нашем распоряжении материалы.

По данным Т. М. Михеевой (1985), с увеличением трофности озер Нарочанской группы численность и биомасса синезеленых водорослей в период максимального развития в них фитопланктона



(август 1976—1977 гг.) увеличивались почти в 80 раз соответственно с 32.7 до 2737.5 млн. кл./л и с 0.30 до 23.7 мг/л. Их роль в общей численности водорослей во всех трех озерах, по многолетним данным, была велика и составляла от 80 % в мезотрофном оз. Нарочь до 92 % в высокоэвтрофном оз. Баторино. В изученных озерах в направлении от мезотрофных до высокоэвтрофных численность нитчатых и крупных колониальных синезеленых водорослей возрастала в 174, а биомасса в 256 раз. Одновременно увеличивалось количество мелких форм. В результате доля крупных форм в общей численности фитопланктона была сравнительно невелика (2.4 % в оз. Нарочь, 10.9 % в оз. Мястро и 4.9 % в оз. Баторино). Озера резко различались по биомассе этих водорослей (от 10 до 32 %). Однако увеличение абсолютного количества синезеленых водорослей (нитчатых *Anabaena lemmermani*, *A. spiroides*, *A. affinis*, *Oscillatoria limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, крупных колоний *Microcystis aeruginosa*, *Phormidium* sp., *Lyngbya contortha*) с 0.77 млн. кл./л в оз. Нарочь до 133 млн. кл./л в оз. Баторино, вероятно, может оказать влияние на развитие крупного и мелкого зоопланктона.

В качестве показателей трофности Нарочанских озер были использованы количество нитчатых и крупных колоний синезеленых водорослей и общая концентрация фитопланктона. С возрастанием трофности озер увеличилась численность ветвистоусых раков как более мелких (хидорус), так и крупных форм (дафния, босмина, диафанозома) (рис. 3). В то же время относительная численность крупных форм в озерах снижалась, а мелких — увеличивалась (табл. 4), находясь в прямой или обратной связи с количеством нитчатых, синезеленых и общей численностью водорослей (рис. 3, В, Г). Характер такой связи не меняется при использовании других показателей трофического статуса озер (содержания хлорофилла, концентрации общего фосфора и др.). Таким образом, изменение доли крупных и мелких форм ветвистоусых раков в водоемах разной трофности безусловно связано с нарастанием в них общей массы органического вещества. В этой массе значение фитопланктона для водных животных представляется наиболее важным, но, вероятно, не единственным.

В качестве индикатора эвтрофных условий часто используют рачка *Chydorus sphaericus*. Будучи литоральным видом, он часто появляется в лимнической зоне, особенно в то время, когда усиливается цветение синезеленых водорослей, которые используются им в качестве субстрата (Fryer, 1968). По данным Раверы (Ravera, 1980), возрастание количества этих рачков в пелагиали озера может свидетельствовать о его эвтрофировании. В высокоэвтрофном оз. Баторино на долю хидоруса приходилось в среднем около 60 % от общей численности всех ветвистоусых раков (табл. 4).

Вероятно, существует несколько причин процветания хидоруса в высокоэвтрофных озерах. Имеются сведения о том, что фильтраторы способны развивать специальные приспособления для

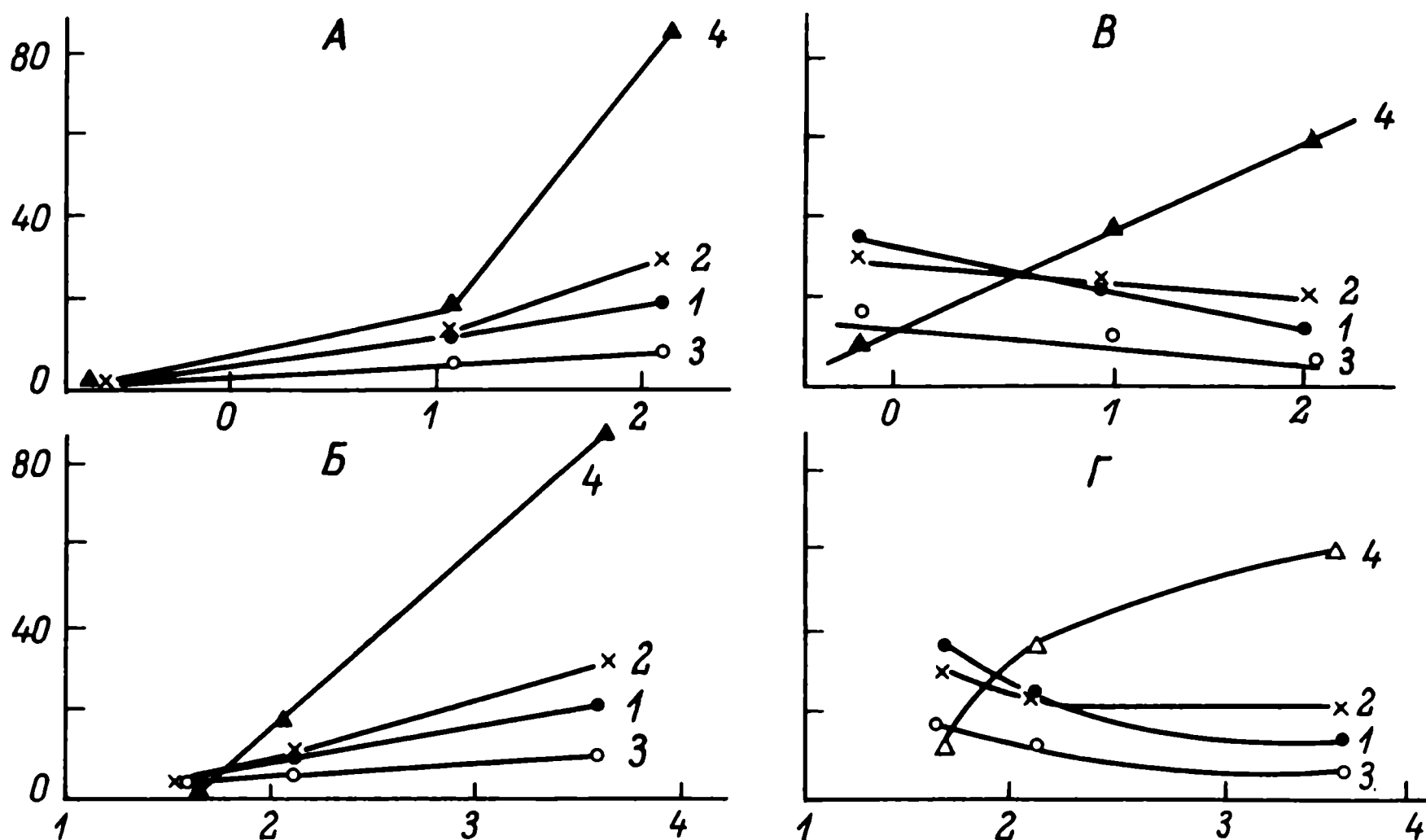


Рис. 3. Абсолютная (А, Б) и относительная (В, Г) численность дафний (1), босмин (2), диафанозом (3), хидорусов (4), численность нитчатых и крупных колониальных синезеленых (А, В) и всего фитопланктона (Б, Г) в озерах Нарочь, Мястро, Баторино.

А, Б: на оси ординат — численность ракообразных,  $N$ , тыс. экз./м³; на оси абсцисс — численность нитчатых синезеленых (А) и всего фитопланктона (Б),  $\lg N$ , млн. кл./л. В, Г: на оси ординат — относительное количество отдельных видов ракообразных, %; на оси абсцисс — численность нитчатых синезеленых (В) и всего фитопланктона (Г),  $\lg N$ , млн. кл./л.

Таблица 4

Абсолютная (млн. экз./м³, над чертой) и относительная (% , под чертой) численности массовых видов ветвистоусых раков за вегетационный сезон в Нарочанских озерах (по многолетним данным)

| Вид                            | $l^*$ | Нарочь              | Мястро              | Баторино            |
|--------------------------------|-------|---------------------|---------------------|---------------------|
| <i>Daphnia cucullata</i>       | 0.95  | $\frac{4.34}{35.6}$ | $\frac{13.8}{27.0}$ | $\frac{20.9}{13.8}$ |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 0.86  | $\frac{2.16}{17.7}$ | $\frac{5.85}{11.2}$ | $\frac{7.59}{5.5}$  |
| <i>Bosmina coregoni</i>        | 0.61  | $\frac{3.93}{32.2}$ | $\frac{13.6}{25.6}$ | $\frac{32.9}{21.7}$ |
| <i>Chydorus sphaericus</i>     | 0.29  | $\frac{1.44}{11.8}$ | $\frac{19.4}{37.5}$ | $\frac{89.6}{60.0}$ |

\* Длина, мм.

утилизации водорослей со слизистыми оболочками. Количество таких водорослей увеличивается в направлении от олиго- к эвтрофным озерам, а внутри озера — от открытой воды к прибрежным участкам. Представители пелагического зоопланктона, такие как *Daphnia galeata mendotae*, имеют простой трубкообразный кишечник, время прохождения пищи по которому составляет 5—7 мин (Haney, 1971). Более крупный вид *Daphnia magna*, обнаруживаемый в эвтрофных прудах, имеет кишечник более простой морфологии, но время прохождения пищи по нему составляет 45 мин (Rigler, 1971). Это гораздо больше, чем можно было бы ожидать исходя из разницы размеров этих рачков. Кладоцеры прибрежных вод, такие как Chydoridae, имеют кишечник, изогнутый в виде петли, что способствует увеличению времени переваривания пищи и ее лучшему усвоению. Подобное удлинение кишечника обнаружено у некоторых видов рыб, способных отфильтровывать водоросли в потоке воды, и у головастиков лягушек, фильтрующих густые скопления зеленых и синезеленых водорослей (Porter, 1977).

В зоопланктоне мезотрофного оз. Нарочь преобладают сравнительно более короткоживущие виды. Средняя продолжительность их жизни в этом озере составляла 32—36 сут. В высокоэвтрофном оз. Баторино массовый представитель зоопланктона хидорус имел длительность жизни 60 сут (максимально 87 сут) (табл. 5).

Мак-Артур и Уилсон (McArthur, Wilson, 1967) считали, что на более поздних стадиях сукцессии, которой соответствуют условия высокоэвтрофных озер, давление отбора благоприятствует видам с меньшим потенциалом роста, но с более высокой способностью выжить в условиях конкуренции. Это значит, что «*r*-отбор» преобладает на ранних, а «*K*-отбор» — на поздних стадиях развития водоема.

То же мнение высказывал Одум (Odum, 1975). Он отмечал, что относительно простые и линейные связи между организмами, входящими в состав пищевой цепи, существуют только на очень ранних стадиях развития экосистем. Использование чистой продукции здесь происходит преимущественно в пастбищных пищевых цепях. На более зрелых стадиях развития пищевые цепи превращаются в сложные сети и большая часть биологического потока энергии идет по детритному пути. Поэтому короткие и простые жизненные циклы на начальных стадиях на зрелых заменяются длинными и сложными. Кроме того, обнаружены различия в скорости смертности и ее причинах на отдельных стадиях жизненного цикла видов с *r*- и *K*-стратегиями отбора (Stubbs, 1977).

Возвращаясь к Нарочанским озерам, обратим внимание на то, что продолжительность развития массовых видов кладоцер в них заметно различалась (табл. 5). Можно предположить, что одной из причин, определяющих численность изученных видов в этих озерах, может быть разная скорость их развития.

По мнению Маргалефа (Margalef, 1968), на зрелых стадиях сукцессии пищевая конкуренция отсутствует. Поэтому в оз. Баторино только за счет разницы в скоростях развития хидорус

Длительность развития,  $D_n$ , сут, средняя продолжительность жизни,  $D_q$ , сут, и плодовитость,  $D_c$ , массовых видов ракообразных в Нарочанских озерах

| Вид                            | $D_n$         | $D_q$ | $D_c$     | Число яиц на 1 самку |
|--------------------------------|---------------|-------|-----------|----------------------|
| <i>Daphnia cucullata</i>       | $7.5 \pm 1.3$ | 3.1   | —         | 2.2                  |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | $7.0 \pm 2.3$ | 2.1   | 37.5 (45) | 2.7                  |
| <i>Bosmina coregoni</i>        | 4.7           | 2.7   | 31.5 (36) | 2.5                  |
| <i>Chydorus sphaericus</i>     | $4.2 \pm 1.4$ | 2.0   | 59.3 (87) | 1.8                  |

П р и м е ч а н и е.  $D_n$ ,  $D_q$  и  $D_c$  — по данным Крючковой, 1973, 1979; Крючковой, Рыбак, 1971, 1978; Ждановой, 1969; Черемисовой, 1962; Смирнова, 1961; данные по плодовитости приведены для оз. Баторино (в скобках указано максимальная продолжительность жизни).

по численности может существенно превзойти дафнию. Для проверки этого предположения В. Ф. Иконниковым был сделан расчет на алфавитно-цифровом дисплее 15ИЭ-00-013. При плодовитости обоих видов, равной 2 (в оз. Баторино 1.8 и 2.2), отсутствии ограничивающих ее факторов и одной и той же начальной их численности (когда каждый вид представлен только одной самкой и одним отрожденным экземпляром молоди) через 30 сут численность хидоруса в озере должна достигнуть 93.8, дафнии — только 1.0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. При увеличении плодовитости дафнии до 2.5 яиц за тот же период ее численность составит лишь 2.1 тыс. Конечно, полученные величины характеризуют потенциальную способность каждого вида к наращиванию своей численности. В условиях конкретного озера она ограничивается как внешними факторами (концентрация пищи, температура, хищничество и др.), так и внутривидовыми механизмами (изменение смертности, плодовитости и т. д.). Однако приведенный результат расчета показал, что при рассмотрении возможных причин нарастания численности мелких видов следует учитывать их потенциальные возможности.

Таким образом, с возрастанием трофности озер численность всех видов ветвистоусых раков увеличивается (босмины в 9, дафнии в 5, диафаносомы в 3.5, хидорусы в 80 раз). Если в мезотрофном оз. Нарочь количество самого крупного из них составляет 4.3, самого мелкого (хидоруса) 1.4 тыс. экз./м<sup>3</sup>, то в высокоэвтрофном оз. Баторино численность дафний достигает 20.9, а хидоруса 89.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Высокая скорость нарастания численности хидоруса за счет большей скорости его развития, вероятно, приводит к возрастанию его роли в планктоне. Гипотеза о том, что крупные синезеленые тормозят развитие более крупных зоопланктеров, не подтверждается конкретными данными для планктона Нарочанских озер. Следует иметь в виду, что работы, в которых показана способность дафний сужать щель карапакса, увеличивать скорость отбрасывания пищи и вообще отрицательно реагировать на развитие синезеленых водорослей, были выполнены главным образом с *Daphnia magna*, *D. pulicaria*, *D. pulex*, встречающимися в планктоне изученных нами озер. Это лишний раз пока-

зывает, с какой осторожностью следует переносить полученные в экспериментах на 1—2 видах животных результаты на природные условия.

Рассмотренные материалы по структуре сообществ зоопланктона в водоемах разного типа, конечно, не исчерпывали всей проблемы. Вероятно, в ряде случаев полученные другими авторами материалы не будут укладываться в эти упрощенные схемы. Однако проведенный нами анализ данных позволил сделать самые общие заключения, которые могут оказаться полезными при составлении долгосрочных прогнозов состояния сообществ зоопланктона и при решении проблем, связанных с эвтрофированием естественных водоемов.

## ЛИТЕРАТУРА

**Андронникова И. Н.** Продукция зоопланктона // Биологическая продуктивность озера Красного. Л., 1970. С. 160—178.

**Бабицкий В. А.** Зоопланктон р. Припять на участке Пинск—Мозырь // Вестн. Белорус. гос. ун-та. 1975. Сер. 2, № 1. С. 48—52.

**Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.** Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 58—79.

**Жданова Г. А.** Сравнительная характеристика жизненного цикла и продуктивности *Bosmina longirostris* O. F. Mül. и *Bosmina coregoni* Baird в Киевском водохранилище // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 1. С. 8—15.

**Камлюк Л. В.** Эффективность биотической трансформации энергии в нагульных карповых прудах // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 246—257.

**Китаев С. П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

**Кожов М. М., Помазкова Г. И.** Озеро Байкал, 1946—1971 гг. // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. С. 133—178.

**Крючкова Н. М.** Роль зоопланктона в процессе самоочищения водоемов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1968. 25 с.

**Крючкова Н. М.** Влияние температурных и трофических условий на продолжительность развития ветвистоусых ракообразных // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2. С. 69—79.

**Крючкова Н. М.** Продолжительность постэмбрионального развития ветвистоусых раков и трофические условия // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 89—98.

**Крючкова Н. М.** Изменения в сообществе зоопланктона озера Нарочь при антропогенном эвтрофировании // История озер в СССР: Тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. Таллин, 1983. Т. 2. С. 94—95.

**Крючкова Н. М., Рыбак В. Х.** О питании, росте и потреблении кислорода ветвистоусыми раками *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. // Вестн. Белорус. гос. ун-та. 1971. Сер. 2, № 3. С. 60—64.

**Крючкова Н. М., Рыбак В. Х.** Плотность популяции и продолжительность постэмбрионального развития дафний // Вест. Белорус. гос. ун-та. 1978. Сер. 2, № 3. С. 50—53.

**Крючкова Н. М., Рыбак В. Х., Жуков Э. П.** К изучению зоопланктона р. Волги // Вод. ресурсы. 1975. № 1. С. 119—127.

**Крючкова Н. М., Рыбак В. Х., Петрович П. Г.** Зоопланктон и его участие в биотическом круговороте // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 127—134.

**Куликова Т. П.** Зоопланктон залива Большое Онего и его продуктивность // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л. 1982. С. 130—155.

**Мешкова Т. М.** Озеро Севан, 1937—1969 гг. // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. С. 124—132.

**Михеева Т. М.** Годовая и многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985. С. 70—86.

**Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Крючкова Н. М.** Биологическая характеристика реки // Биологические процессы и трансформация органического вещества на загрязненном участке реки. Минск, 1973. С. 58—96.

**Найнайте О.** Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона // Гидробиологические исследования озер Дуся, Галстас, Шлавонтас, Обялия. Вильнюс, 1977. С. 120—142.

**Остапеня А. П., Крючкова Н. М., Михеева Т. М.** Сестон в реке Свислочь и его участие в процессах самоочищения // Малые реки Белоруссии, их использование и охрана: Тез. докл. республ. и науч.-тех. конф. Гомель, 16—17 X 1984 г. Минск, 1984. С. 51—53.

**Петрович П. Г.** Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах западных областей БССР // Учен. зап. Белорус. гос. ун-та. Сер. биол. 1954. Вып. 17. С. 38—72.

**Петрович П. Г.** Озеро Мястро, 1955—1970 гг., озеро Нарочь, 1955—1970 гг., озеро Баторино, 1955—1969 гг. // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. С. 7—123.

**Садчикова А. П.** Сезонные изменения потребления *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) озерного фито- и бактериопланктона // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1983. № 4. С. 53—58.

**Смирнов Н. Н.** Рост и размножение некоторых прибрежных ветвистоусых раков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 156—157.

**Черемисова К. А.** К познанию биологии *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum* и некоторых представителей сем. *Bosminidae* Sar. // Вопр. рыб. хоз-ва Белоруссии. 1962. № 3. С. 209—218.

**Эрхард Ж. П., Сажень Ж.** Планктон. Состав, экология, загрязнение. Л., 1984. 255 с.

**Burns C. W., Rigler F. H.** Comparasion of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and suspensions of yeats // Limnol. and Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 3. P. 492—502.

**Cannon Y. E.** Effects of eutrophication and fish preaditions on recent changes in zooplankton crustacea species composition in lake Michigan // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1972. Vol. 91, N 1. P. 82—84.

**Cannon Y. E.** Horizontal distribution of crustacean zooplankton along a cross-lake transect in lake Michigan // J. Great Lakes Rev. 1975. Vol. 1, N 1. P. 79—91.

**Cannon Y. E., Stemberger R. S.** Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97, N 1. P. 16—35.

**Fryer C.** Evolution and adaptive radiation in the chydoridae (Crustacea, Cladocera): A study in the comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1968. Vol. 254. P. 221—385.

**Gliwicz Z. M.** Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy // Ekol. pol. 1969. Vol. 17 N 36. P. 663—708.

**Gliwicz Z. M.** Food size selection and seasonal succesion of filter feeding zooplankton in eutrophic lake // Ekol. pol. 1977. Vol. 25, N 2. P. 179—225.

**Gliwicz Z. M.** Filtering rates, food size selection and feeding rates in cladocerans. Another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton // Ann. Soc. Limnol. and Oceanogr. Spec. Symp. 1980. Vol. 3. P. 282—291.

**Gliwicz Z. M., Siedlar E.** Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia* // Arch. Hydrobiol. 1980. Bd 88, H. 1. S. 155—177.

**Haney I. F.** An in situ methods for the measurement of zooplankton grazing rate // Limnol. and Oceanogr. 1971. Vol. 16, N 6. P. 970—977.

**Holm N. P., Ganf G. G.** Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae* // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28, N 4. P. 677—687.

**Holm N. P., Shapiro Y.** An examination of lipid reservers and the nutritional

status of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae* // *Limnol. and Oceanogr.* **1984**. Vol. 29, N 5. P. 1137—1140.

**Lampert W.** Inhibitory and toxic effects of blue green algae on *Daphnia* // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* **1981**. Bd 66, H. 3. P. 285—298.

**Margalef R.** *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago, **1968**. 102 p.

**McArthur R., Wilson E. O.** *The theory of island bio-geography*. Princeton; New York, **1967**. 209 p.

**McNaught D. C.** A hypothesis to explain the succession from calanoides to cladocerans during eutrophication // *Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol.* **1975**. Vol. 19. P. 724—731.

**Odum E. P.** The strategy of ecosystem development // *Science*, **1969**. Vol. 164, N 3877. P. 262—270.

**Patalas K.** Crustacean plankton and the eutrophication of St. Laurence Great Lakes // *J. Fish. Res. Board Can.*, **1972**. Vol. 29, N 10. P. 1451—1462.

**Patalas K., Salki A.** Crustacean plankton and the eutrophication of lakes in the Okanagan Valley, British Columbia // *J. Fish. Res. Board Can.* **1973**. Vol. 30, N 4. P. 519—542.

**Pedros-Alvo C., Brock Th. D.** Zooplankton dynamics in lake Mendota: short-term versus long-term changes // *Freshwater Biol.* **1985**. Vol. 15, N 1. P. 89—94.

**Pejler B.** On long-term stability of zooplankton composition // *Scr. limnol. upsal*, **1975**. Vol. 11, p. 107—117.

**Pejler B.** Zooplankton indicators of trophy and their food // *Hydrobiologia*. **1983**. Vol. 100, N 1—2. P. 111—114.

**Porter K. G.** The plant-animal interface in freshwater ecosystems // *Amer. Sci.* **1977**. Vol. 65, N 2. P. 159—170.

**Porter K. G., McMonough R.** The energetic cost of respons to blue-green algae filaments by cladocera // *Limnol. and Oceanogr.* **1984**. Vol. 29, N 2. P. 365—569.

**Porter K. G., Orcutt D.** Nutritional adequacy, managesbility and toxicity as factors, that determine the food quality of green and blue-green algae for *Daphnia* // *Ann. Soc. Limnol. and Oceanogr. Spec. Symp.* **1980**. Vol. 3. P. 268—281.

**Porter K. G., Gerritsen J., Orcutt D.** The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behavior, ingestion, assimilation and respiration by *Daphnia* // *Limnol. and Oceanogr.* **1982**. Vol. 27, N 5. P. 933—943.

**Ravera O.** Effect of eutrophication on zooplankton // *Progr. Water Technol.* **1980**. Vol. 12, N 1. P. 141—159.

**Richman S., Dodson S.** The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus* // *Limnol. and Oceanogr.* **1983**. Vol. 28, N 5. P. 948—956.

**Rigler F. H.** *Methods of measuring filtering and feeding rates* // *Secondary Production in Freshwaters*. Oxford (England), **1971**. Vol. 17. P. 230—250.

**Stubbs M.** Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in the *K*- and *R*-strategies // *J. Anim. Ecol.* **1977**. Vol. 46, N 2. P. 677—688.

**Webster K. E., Peters F. H.** Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspensions // *Limnol. and Oceanogr.* **1978**. Vol. 23, N 6. P. 1238—1245.



# ДИНАМИКА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ И ТИПЫ РОСТА У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

*С. М. Голубков*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Не будет преувеличением сказать, что исследования индивидуального роста животных в последние десятилетия переживают подъем. Об этом свидетельствует количество печатных работ, посвященных проблемам роста животных. Примечательно, что значительные успехи количественного изучения индивидуального роста животных достигнуты в рамках гидробиологической науки. Основная причина пристального внимания гидробиологов к проблемам роста животных — в развитии продукционных исследований, требующих надежных показателей скоростей роста и размножения гидробионтов.

К настоящему времени в экологической физиологии водных животных сложился принципиально новый подход к исследованию индивидуального роста животных. В его рамках рост животных рассматривается с позиций общего баланса вещества и энергии в организме, т. е. в тесной связи с другими физиологическими характеристиками, такими как скорость питания, энергетического обмена и размножения животного. Сформулировано понятие «индивидуальной продукции», под которой понимается количество органического вещества, производимого животным в единицу времени (Заика, 1972). Скорость индивидуальной продукции животного представляется как сумма скоростей соматического, генеративного и экзувиального ростов. Отправной точкой этого направления исследований послужили теоретические работы Г. Г. Винберга, посвященные разработке теории взаимозависимости скоростей роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных (Винберг, 1966, 1968а, 1968б, 1975).

С момента опубликования первой работы Г. Г. Винберга о взаимозависимости роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных прошло два десятилетия. За это время накоплен большой эмпирический материал, с одной стороны, подтверждающий справедливость основных положений теории, с другой — позволяющий значительно расширить рамки предложенного подхода, распространив его не только на соматический, но и на генеративный и экзувиальный приросты.

Цель настоящей работы состояла в попытке наметить дальнейшие пути развития теории взаимозависимости роста и энергетического обмена на примере беспозвоночных животных.

Прежде чем перейти к рассмотрению конкретных материалов по скорости индивидуальной продукции у животных, необходимо сделать краткий обзор существующих представлений о типах их роста и напомнить основные положения теории взаимозависимости роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.

## Классификации типов роста массы тела у животных

Одна из первых попыток классифицировать случаи роста была предпринята Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Bertalanffy, Estwish, 1957). В основе его построений лежали представления Пюттера, согласно которым рост животных может рассматриваться как результат двух противоположно направленных процессов — построения тканей тела, или анаболизма, и их разрушения, или катаболизма. Эти представления были отражены в виде уравнения

$$d\omega/dt = N\omega^{a/b} - k\omega, \quad (1)$$

где  $d\omega/dt$  — скорость роста животного,  $N$ ,  $a/b$  и  $k$  — коэффициенты. Первый член правой части равенства, по мнению Берталанфи, — показатель скорости анаболизма, а второй — катаболизма.

Важно, однако, отметить, что эти понятия в исследованиях Берталанфи имели абстрактный характер. Параметры уравнения (1) при описании конкретных кривых роста массы тела животных определялись обычными математическими способами.

Берталанфи считал, что, исходя из уравнения (1), все известные к тому времени случаи роста животных можно свести к трем основным типам. При первом типе роста  $a/b = 2/3$  и скорость энергетического обмена также пропорциональна  $\omega^{2/3}$ . Это означает, что изменение скоростей роста и энергетического обмена при увеличении массы тела животного подчиняется «закону поверхности». По мнению Берталанфи, этот тип роста свойствен млекопитающим и рыбам. При втором, экспоненциальном типе роста в уравнение (1)  $a/b = 1$ . Согласно Берталанфи, экспоненциальный тип роста присущ насекомым и легочным моллюскам. В качестве третьего типа он выделял промежуточный случай, когда  $2/3 < a/b < 1$ .

Как указывал Г. Г. Винберг (1966), именно последний, третий тип роста представляется наиболее общим. Остальные два могут рассматриваться как его частные случаи и встречаются сравнительно редко. Кроме того, Берталанфи не рассматривал параболический рост, который достаточно широко распространен в животном мире.

Эти недостатки были устранены Тэйлором (Taylor, 1962). За основу своих построений он также берет уравнение (1), абстрагируясь, однако, от физиологического смысла параметров этого уравнения в интерпретации Пюттера и Берталанфи.

Считая невозможной, т. е. не встречающейся в природе, ситуацию, когда  $a > b$ , Тэйлор рассматривал три возможных случая.

1.  $a = b$ , т. е.  $a/b = 1$ . В этом случае имеем экспоненциальный тип роста. Зависимость скорости роста животного от массы его тела описывается уравнением  $d\omega/dt = N\omega$ .

2.  $a < b$ ,  $0 < a/b < 1$  и  $k \neq 0$ . Согласно уравнению (1), скорость роста животного зависит от массы его тела. Этот случай соответствует S-образному росту.

3.  $a < b$ ,  $0 < a/b < 1$  и  $k = 0$ . Здесь имеем дело с параболическим ростом. Скорость роста находится в аллометрической зависимости от массы тела животного:

$$d\omega/dt = N\omega^{a/b} \quad (2)$$

Схема Тэйлора охватывает почти все встречающиеся у животных случаи роста. Однако, как отмечал Г. Г. Винберг (1966), остается неясным, можно ли придавать рассмотренным случаям значение физиологически обусловленных типов роста. Остается также неясным физиологический смысл основных параметров уравнения (1) ( $N$  и  $k$ ). Схема Тэйлора несовместима с интерпретацией параметров уравнения (2) как показателей скоростей процессов анаболизма и катаболизма, так как, например, при параболическом росте  $k = 0$  и, следовательно, процессы деструкции (катаболизма) отсутствуют, что невозможно. Г. Г. Винберг, принимая построения Тэйлора, считает, что за всеми рассмотренными представлениями и выражающими их факторами остается только значение оправдавших себя приемов обработки материалов по росту, не имеющих определенного биологического содержания (Винберг, 1966). На основе классификации роста Тэйлора он разработал вопрос о соотношении скоростей роста и энергетического обмена для различных случаев роста.

Как известно, для подавляющего большинства видов животных зависимость скорости энергетического обмена  $R$  от массы тела  $\omega$  описывается уравнением

$$R = R_1\omega^{a'/b'} \quad (3)$$

где  $a'/b'$  — коэффициент, меньший единицы. Кроме того, в уравнении Берталанфи при  $t = \infty$ ,  $N/k = \omega_\infty^n$ , где  $n = 1 - (a'/b')$ ,  $\omega_\infty$  — дефинитивная (предельная) масса тела животного (Винберг, 1966). Тогда уравнение (1) можно переписать как

$$d\omega/dt = N\omega^{a'/b'} ((\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n), \quad (4)$$

где  $(\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n$  — фактор замедления скорости роста, который тем больше, чем масса тела животного  $\omega$  ближе к  $\omega_\infty$ .

При параболическом типе роста фактор замедления скорости роста отсутствует ( $k = 0$ ) или  $(\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n = 1$ . Следовательно, скорость роста животного оказывается в той же (аллометрической) зависимости от массы тела, что и скорость его энергетического обмена (уравнение 2). Тогда, разделив уравнение (2) на (3) —  $d\omega/dt : R = V$ , имеем

$$V = K_2/(1 - K_2) = (d\omega/dt) : R = N\omega^{a/b}/R_1\omega^{a'/b'} = (N/R_1) \omega^{(a/b) - (a'/b')}, \quad (5)$$

где  $K_2$  — эффективность использования усвоенной пищи на рост

$$K_2 = (d\omega/dt) / ((d\omega/dt) + R).$$

Из уравнения (5) в зависимости от соотношения коэффициентов  $a/b$  и  $a'/b'$  выводятся все возможные случаи соотношения  $d\omega/dt$  и  $R$  при параболическом росте.

1.  $a/b = a'/b'$ , тогда

$$V = (N/R_1) \omega^{(a/b) - (a'/b')} = V_1 = \text{const.}$$

Отношение скорости роста к скорости энергетического обмена  $V$  и, следовательно,  $K_2$  по мере увеличения массы тела животного остаются величинами постоянными. Если  $a'/b' = a/b = 1$ , то получаем экспоненциальный тип роста. То есть экспоненциальный рост Г. Г. Винберг рассматривает как частный случай параболического и считает, что он возможен в тех редких случаях, когда интенсивность энергетического обмена не зависит от массы тела животного.

2.  $a/b < a'/b'$ , тогда

$$V = (N/R_1) \omega^{(a/b) - (a'/b')} = V_1 \omega^{-c},$$

где  $a/b - a'/b' = -c$ .

Отношение скорости роста к скорости энергетического обмена  $V$  с увеличением массы тела уменьшается пропорционально массе в степени  $-c$ . Значение коэффициента  $K_2$  при этом также снижается в процессе роста особи.

3.  $a/b > a'/b'$ , тогда

$$V = N/R_1 \omega^{(a/b) - (a'/b')} = V_1 \omega^c,$$

где  $(a/b) - (a'/b') = c$ . Отношение скорости роста к скорости энергетического обмена и коэффициент  $K_2$  по мере увеличения массы тела животного возрастают.

Первый и второй случаи параболического роста довольно часто встречаются у животных. Возможность третьего случая пока не доказана экспериментально.

При S-образном росте на скорость роста животного действует фактор замедления  $k\omega$  в уравнении (1) или  $(\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n$  в уравнении (4). Действие его тем больше, чем больше масса тела животного, т. е. чем масса тела животного ближе к дефинитивной его массе  $\omega_\infty$ . Тогда

$$\begin{aligned} V &= K_2/(1 - K_2) = d\omega/dt : R = \\ &= (N/R_1) \omega^{(a/b) - (a'/b')} ((\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n). \end{aligned}$$

При S-образном типе роста обычно допускается (Bertalanffy, Estwich, 1957; Taylor, 1962; Винберг, 1966), что  $a/b = a'/b'$ . Приняв это допущение, получаем

$$V = K_2/(1 - K_2) = N/R_1 ((\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n).$$

При  $\omega = 0$  или  $\omega \ll \omega_\infty$

$$N/R_1 = V_{\max} = K_{2\max}/(1 - K_{2\max}),$$

т. е., когда масса тела животного равна нулю, значения  $V$  и  $K_2$  максимальны. С увеличением массы тела животного они снижаются пропорционально величине множителя  $(\omega_\infty^n - \omega^n)/\omega_\infty^n$  и при  $\omega_i = \omega_\infty$  становятся равными нулю.

Уравнениями, предложенными Тэйлором и Г. Г. Винбергом, можно удовлетворительно описать большинство известных эмпирических кривых роста животных. В то же время классификация случаев роста имеет формальный характер, так как остается неизвестным, у каких животных должен наблюдаться тот или иной тип роста и почему при S-образном типе роста с момента рождения на скорость роста животного действует фактор замедления скорости роста, а при параболическом типе роста этот фактор полностью отсутствует.

## Рост животных в ювенильный и репродуктивный периоды индивидуального развития.

### Типы роста у беспозвоночных животных

Необходимо подчеркнуть, что приведенные в предыдущем разделе классификации случаев роста построены исходя из строго определенной математической модели процесса роста массы тела животного (уравнения 1 и 4). Между тем интересно проанализировать общую форму кривых увеличения массы тела животных, рост которых относят к S-образному или параболическому типам, и соотнести те или иные участки этих кривых с этапами индивидуального развития животных.

На рис. 1 и 2 приведены кривые роста массы тела личинки стрекозы *Coendgrion hastulatum* и ветвистоусого рачка *Daphnia pulex*, построенные по нашим данным (Голубков, 1982).

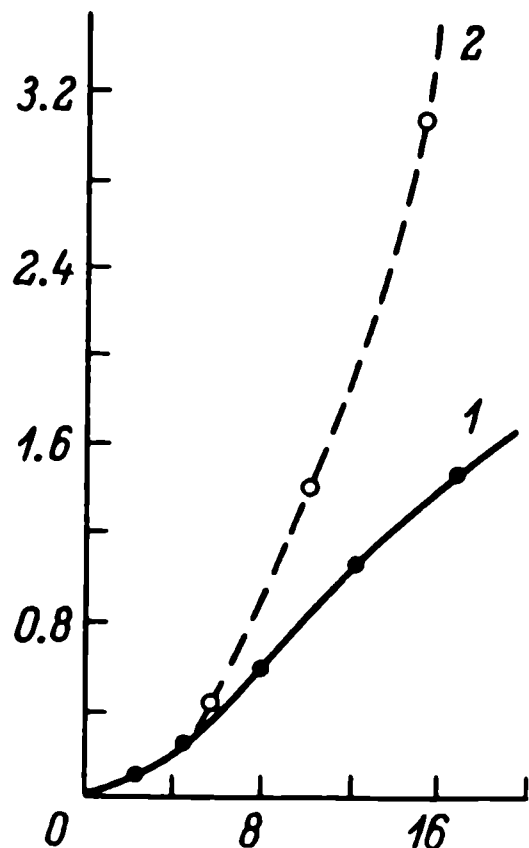


Рис. 1. Кривая роста массы тела (1) и индивидуальной продукции (2) особи *Daphnia pulex*.

На оси абсцисс — время, сут; на оси ординат — масса и индивидуальная продукция, мг.

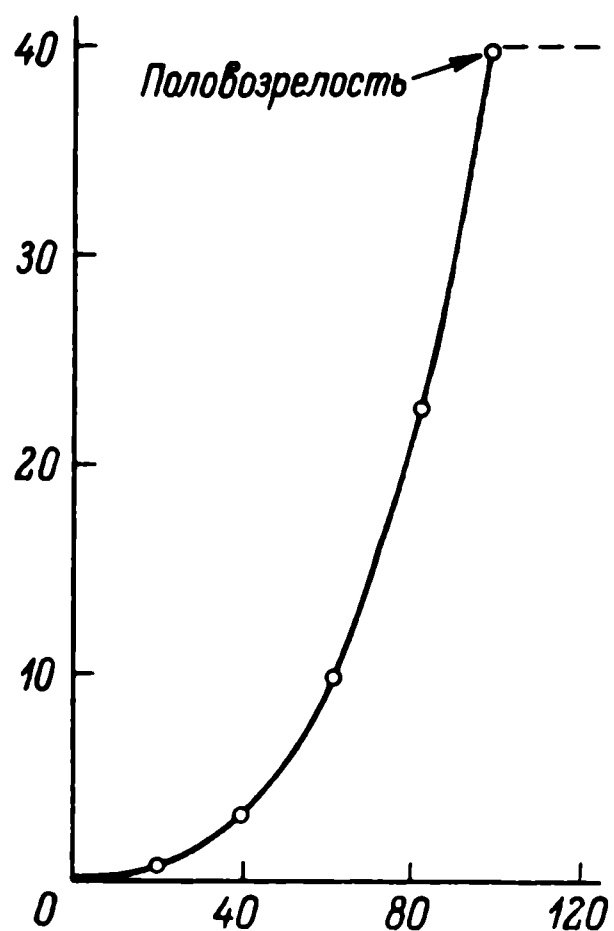


Рис. 2. Кривая роста массы тела стрекозы *Coenagrion hastulatum*.

На оси абсцисс — время, сут; на оси ординат — масса, мг.

Личинки насекомых растут в соответствии с параболическим (Константинов, 1958; Голубков, 1979, 1982; Алимов, Власова, 1980), дафнии — S-образным типом роста. Действительно, из рис. 1 видно, что кривая индивидуального роста массы *D. pulex* имеет плавную S-образную форму. Точка перегиба этой кривой примерно соответствует времени наступления половозрелости у этих животных. Рост личиночных стадий *C. hastulatum* также описывается вогнутой кривой. Однако к концу развития рост резко замедляется и после появления половозрелой формы (imago) полностью прекращается. Кривая роста в этом случае имеет резкий перегиб.

Анализ роста массы тела у самых разных представителей животного мира (включая позвоночных животных), проведенный М. В. Миной и Г. А. Клевезаль (1976), показал, что точки перегиба кривых постэмбрионального роста животных, выросших в стационарных условиях, приблизительно соответствуют времени наступления половозрелости животного. Первая часть кривой — до точки перегиба — приходится на ювенильный период развития животного, вторая (после точки перегиба) — на репродуктивный период. При этом, как мы видели на примере личинки стрекозы *C. hastulatum*, животные, имеющие параболический тип роста, в репродуктивный период развития не растут. Кривая роста таких животных имеет резкий перегиб. У животных с S-образным типом роста масса тела в репродуктивный период развития продолжает увеличиваться, и кривая роста таких животных имеет плавную S-образную форму.

Существует много способов математического описания кривых роста обоих рассмотренных типов роста. При параболическом типе роста до наступления репродуктивного периода развития увеличение массы тела животного с течением времени обычно описывается параболической функцией

$$w = (Nn)^{1/n} (t_0 + \tau)^{1/n},$$

где  $w$  — масса тела животного,  $\tau$  — продолжительность развития животного с момента рождения,  $t_0$  — условное время развития от  $w = 0$  до  $w = w_0$  ( $w_0$  — масса тела новорожденного животного);  $n = 1 - (a'/b')$ .

Кривую роста животных с S-образным типом описывают с помощью различных функций. Однако наиболее широко используется для этих целей уравнение Берталанфи. Оно легко выводится путем интегрирования уравнения (1) или (4) (Винберг, 1966, 1975)

$$w = [w_\infty - (w_\infty^n - w_0^n) e^{-nk't}]^{1/n}, \quad (5)$$

где  $w_\infty$  — дефинитивная масса тела животного (асимптота, к которой стремится масса тела животного при  $t = \infty$ ),  $t$  — время развития животного,  $w_0$  — масса тела новорожденного животного.

Когда  $w_0$  мало по отношению к  $w_\infty$ , можно принять, что  $w_0 = 0$ , уравнение (5) упрощается и принимает вид

$$\omega_t = \omega_\infty (1 - e^{-nkt})^{1/n}$$

Однако в последние годы накопились работы, в которых показано, что рост животных, относимый к S-образному, в ювенильный период индивидуального развития наилучшим образом описывается параболической или экспоненциальной функциями. Это было, например, показано Ю. Э. Брегманом (1971) на морских ежах *Strongylocentrotus intermedius*, Е. С. Аракеловой (1982) на брюхоногих моллюсках, М. Б. Ивановой (1985) на ветвистых раках.

На рис. 3 приведена зависимость скорости роста массы тела от достигнутой массы тела у *D. pulex* до и после наступления половозрелости, построенная по нашим данным (Голубков, 1982). Сплошная линия соответствует регрессии, рассчитанной исходя из уравнения (2) (параболическая модель роста), пунктирная кривая рассчитана по уравнению Берталанфи (Голубков, 1982). Из рис. 3 видно, что изученная зависимость у дафнии в ювенильный период развития лучше передается прямой, рассчитанной по параболическому уравнению (2).

Многие авторы, исследовавшие рост самых разных животных, считали наиболее правильным описывать рост особи в ювенильный период именно параболической функцией. Еще И. И. Шмальгаузен (1935), исследовав рост позвоночных животных на ранних стадиях развития, настаивал на описании их роста уравнением параболы. Броди (Brody, 1945) различал в росте млекопитающих два периода: до и после полового созревания. В течение первого периода рост самоускоряющийся, а в течение второго самозамедляющийся. Он рассматривал рост в первом случае как положительно экспоненциальный, во втором как отрицательно экспоненциальный. Однако и в том и в другом случае, по-видимому, можно

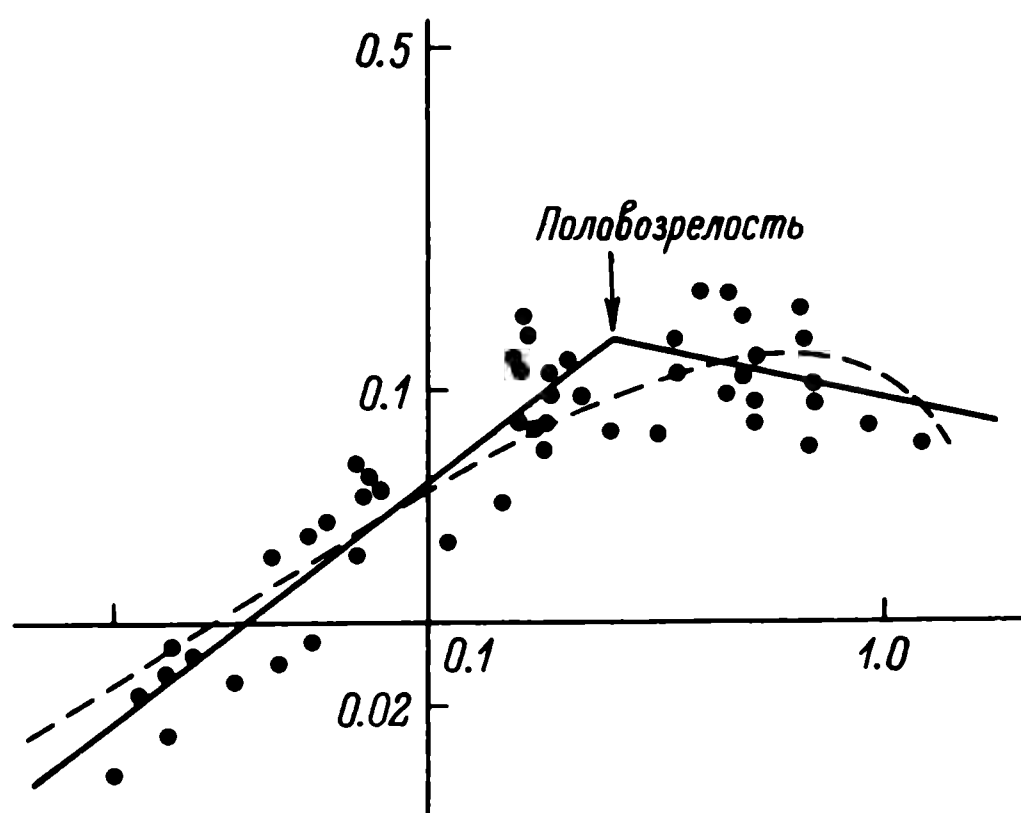


Рис. 3. Зависимость скорости роста от массы тела у *Daphnia pulex* до и после наступления половозрелости. Пояснения в тексте.

На оси абсцисс — масса, мг; на оси ординат — скорость роста, мг/сут.



говорить о параболическом росте, характеризующемся своими значениями констант, как это предлагал И. И. Шмальгаузен (1935). Предложенный Броди способ выражения роста с успехом был применен им для описания роста млекопитающих (Brody, 1945). Паркер и Ларкин (Parker, Larkin, 1959) предложили использовать для этих целей у рыб дифференциальное уравнение параболического роста типа

$$dw/dt = Nw^{a/b}$$

Таким образом, в целом ряде исследований на самых разных представителях животного мира выявлен параболический характер роста в ювенильный период развития животных, для которых характерен S-образный тип роста.

Теперь нетрудно представить себе соотношение между типами роста у беспозвоночных животных.

В ювенильный период индивидуального развития рост всех животных независимо от типа роста следует параболическому закону и графически хорошо передается вогнутой параболой. В некоторых случаях эта часть кривой роста может быть описана экспонентой. В репродуктивный период развития животные, рост которых обычно относят к параболическому типу, например личинки насекомых и веслоногие раки, не растут. У них рост прекращается с наступлением половозрелости. У животных, рост которых, как правило, относят к S-образному типу, масса тела в репродуктивный период развития продолжает увеличиваться. Кривая роста в этот период имеет выпуклую форму.

Таким образом, тип роста животного определяется не математическими функциями, используемыми для описания кривой его роста, а тем, растет или не растет животное в репродуктивный период развития. Это тем более важно, что для описания одной и той же кривой роста часто используются различные функции. Поэтому, по-видимому, лучше называть параболический тип ювенильным типом роста, имея в виду, что рост массы тела животных происходит только в ювенильный период его развития, а S-образный — постэмбриональным типом роста, имея в виду, что рост животного происходит на протяжении всего постэмбрионального периода развития. Очевидно, что прекращение роста в пострепродуктивный период развития в результате старения организма можно не учитывать, так как в природных популяциях животные почти никогда не доживают до пострепродуктивного периода.

Причины, определяющие тот или иной тип роста, пока назвать трудно. У насекомых и веслоногих раков, рост которых можно считать классическими случаями параболического роста, резкое прекращение роста массы тела и увеличения размеров тела, по-видимому, связаны с процессами метаморфоза и переходом от личиночной стадии на стадию взрослого животного.

Существуют переходные случаи между двумя рассмотренными типами роста. Например, у личинок поденок развитие половых продуктов начинается на двух последних стадиях личиночного

развития. При этом они не выводятся в окружающую среду, а накапливаются в теле животного. К концу личиночного развития масса яиц у самки в пересчете на сухое вещество может составлять 50 % от массы ее тела. После неполного метаморфоза появляется взрослое насекомое, которое уже имеет значительное количество сформированных половых продуктов и после оплодотворения откладывает их в воду. Вследствие этого период жизни имаго поденок оказывается сильно укороченным и не превышает 1—2 сут. В течение этого времени насекомые не питаются. Кривая роста массы поденок имеет S-образный вид (Голубков, 1979; Cianciaga, 1980).

Противоположный случай — сокращение постэмбрионального периода развития животного — наблюдается, например, при росте некоторых коловраток. Для крупных коловраток, таких как *Asplancha brighthwelli*, характерна типичная S-образная кривая роста (Кутикова, Гутельмахер, 1979). У мелких коловраток, таких как *Brachionus calyciflorus* (Нгуен, 1985), постэмбриональный период жизни, а значит и фаза вегетативного роста оказываются сильно укороченными и не превышают нескольких часов. Кривая роста этих животных имеет вид выпуклой асимптотической кривой и представляет собой как бы вторую часть (после точки перегиба) кривой роста животных с S-образным типом роста.

Таким образом, большинство известных к настоящему времени случаев роста беспозвоночных животных можно свести к двум основным типам: ювенильному (параболическому) и постэмбриональному (S-образному). Животные с ювенильным типом роста в половозрелом состоянии не растут. У животных с постэмбриональным типом роста масса тела увеличивается на протяжении всего постэмбрионального периода развития.

### **Соотношение скоростей генеративного и соматического приростов в онтогенезе беспозвоночных животных**

Перейдем к рассмотрению природы «фактора замедления», т. е. механизмов процесса, в результате которого рост животных в репродуктивный период развития или резко прекращается (при ювенильном типе роста), или постепенно затухает (при постэмбриональном типе роста). Необходимо сразу же оговориться, что сколько-нибудь полное решение этого вопроса в настоящее время представляется невозможным, потому что таких механизмов, по всей видимости, несколько и они могут действовать на разных уровнях организации живой материи. Поэтому речь пойдет только об одном механизме, связанном с динамикой индивидуальной продукции животного.

Обсуждавшиеся выше случаи роста беспозвоночных животных и соответствующие им уравнения касаются лишь роста массы тела животного, и с известными оговорками можно принять, что они описывают его соматический рост. В настоящее же время

хорошо известно, что процессы роста массы животного не исчерпываются соматическим приростом, но в индивидуальную продукцию особи помимо соматической входят также экзувиальная и генеративная продукции. Последняя, на наш взгляд, имеет принципиальное значение для понимания количественных закономерностей роста массы животного. Действительно, экзувиальная продукция, как правило, имеется на всех этапах развития особи и составляет постоянную и сравнительно небольшую часть общей продукции животного. Напротив, генеративная продукция производится особью только в репродуктивный период ее развития и может составлять весьма значительную величину. Например, по данным Н. Н. Хмелевой (1972), энергетический эквивалент скорости генеративной продукции особи  $dP_g/dt$  в среднем для 17 видов ракообразных приблизительно равен скорости их энергетического обмена ( $K_2 = 0.5$ ), т. е. скорость генеративного прироста вполне сравнима с величинами скорости соматического роста особи в постэмбриональный период ее развития. Этот результат был в дальнейшем подтвержден работами З. А. Романовой (1978) и В. М. Байчорова (1979, 1980), посвященных изучению скорости генеративной продукции ракообразных.

На рис. 1 приведена также кумулятивная кривая продукции дафнии, рассчитанная как сумма скоростей роста массы тела соматической продукции и генеративной продукции дафнии (Голубков, 1982). Из рисунка видно, что сумма генеративной и соматической продукций у *D. pulex* на 14-й день развития оказалась в 2.5 раза больше соматической продукции (достигнутой массы тела).

Высокие величины отношения генеративной продукции особи  $dP_g/dt$  к ее соматической продукции известны и для других ракообразных. Например, по данным З. А. Романовой (1978), отношение генеративного к соматическому приросту за всю жизнь самок 17 видов морских ракообразных изменялось от 3.0 до 0.7 (в среднем 1.84).

Отношение скоростей соматической ( $V_{som}$ ), генеративной ( $V_g$ ) продукций и их суммы к скорости энергетического обмена ( $V_s$ ) в репродуктивный период развития *Daphnia pulex*. (По: Голубков, 1982)

| Масса тела дафнии, мг | $V_s$ | $V_{som}$ | $V_g$ | $(dP_g/dt)$ $(dP_{som}/dt)$ |
|-----------------------|-------|-----------|-------|-----------------------------|
| 0.3                   | 1.42  | 1.23      | 0.19  | 0.15                        |
| 0.4                   | 1.36  | 0.90      | 0.46  | 0.51                        |
| 0.7                   | 1.26  | 0.49      | 0.77  | 1.57                        |
| 1.0                   | 1.2   | 0.33      | 0.87  | 2.64                        |
| 1.2                   | 1.17  | 0.27      | 0.90  | 3.33                        |
| 1.4                   | 1.15  | 0.22      | 0.93  | 4.23                        |

В таблице приведены рассчитанные по нашим данным (Голубков, 1982) значения рост-обменных коэффициентов ( $V$ ) для соматической ( $dP_{som}/dt$ ) и генеративной продукций и их суммы ( $dP_s/dt$ ) у *D. pulex* в репродуктивный период ее развития.

Как видно из таблицы, отношение скорости суммарной продукции дафнии *D. pulex* к скорости ее энергетического обмена в репродуктивный период развития уменьшается незначительно (на 19 %). Отношение скорости роста массы дафнии к скорости энергетического обмена ( $V_{som}$ ) в этот период уменьшается значительно (на 83 %), отношение скорости генеративной продукции к скорости энергетического обмена ( $V_g$ ) с увеличением массы тела дафнии возрастает. Быстро возрастает также отношение скорости генеративной продукции особи к скорости ее соматической продукции

$$(dP_g/dt) / (dP_{som}/dt) = V_g / V_{som}.$$

Таким образом, у *D. pulex* в репродуктивный период происходит постепенное замещение соматического прироста генеративным.

Из таблицы также видно, что у *D. pulex* старших возрастов ( $w = 1.0—1.4$  мг) скорость генеративного прироста почти равна скорости энергетического обмена ( $V_g$  меняется от 0.87 до 0.93). Следовательно, у них почти половина энергии усвоенной пищи идет на генеративный прирост. Сходные результаты получены и для других ракообразных. Например, по данным Н. Н. Хмелевой (1972), средняя эффективность генеративного роста ( $K_{2g}$ ) для 17 видов ракообразных с разными типами роста составляет около 0.5, т. е. 50 % энергии усвоенной пищи расходуется на генеративный прирост. В работе З. А. Романовой (1978) приведенные значения  $K_{2g}$  у исследованных ею видов изменялись от 0.209 до 0.668 (в среднем 0.38).

Эффективность использования пищи на соматическую и генеративную продукцию ( $K_{2s}$ ) у *D. pulex* в ювенильный и репродуктивный периоды ее жизни остается на относительно постоянном и довольно высоком (по сравнению с эффективностью скорости роста массы —  $K_{2som}$ ) уровне (0.67—0.53) (Голубков, 1982). Такой же результат был получен Н. М. Крючковой (1976) для 5 видов планктонных ракообразных. Она определила скорость роста массы всех возрастных групп подопытных животных и учла их генеративный прирост. Оказалось, что эффективность суммарной продукции особи ( $K_{2s}$ ) у всех исследованных видов в течение жизни оставалась на постоянном уровне.

Таким образом, соотношения скоростей индивидуальной продукции и энергетического обмена у многих животных с различными типами роста оказываются во многом сходными. В ювенильный период развития животных, когда основную часть индивидуальной продукции составляет соматический прирост, а генеративный прирост отсутствует, отношение  $(dw/dt):R$  приблизительно постоянно или снижается незначительно. В репродуктивный период развития большая часть индивидуальной продукции особи отторгается в виде генеративных продуктов и скорость ее соматической продукции замедляется. При этом у животных с ювенильным (параболическим) типом роста, по-видимому, практически вся энергия усвоенной пищи (за вычетом трат на обмен) расходу-

ется на генеративный прирост: скорость их соматической продукции, а следовательно, и  $V_{som}$  равны нулю. У животных с постэмбриональным (S-образным) типом роста генеративный прирост в репродуктивный период развития постепенно замещает соматический. Отношение скорости роста массы (соматической продукции) к скорости энергетического обмена в репродуктивный период развития по мере роста животного уменьшается, а отношение скорости генеративной продукции животного к скорости энергетического обмена растет.

Следовательно, для многих видов животных замедление скорости соматического роста в репродуктивный период развития можно объяснить интенсивным продуцированием генеративных продуктов. Иными словами, у этих животных соматический прирост в репродуктивный период индивидуального развития замещается генеративным.

### Заключение

В настоящее время накоплен огромный опыт изучения эколого-физиологических характеристик животных, таких как скорость энергетического обмена, питания, различных составляющих индивидуальной продукции. Имеется теоретическая база для этих исследований, основа которой была заложена работами многих ученых, прежде всего Г. Г. Винберга.

Все это позволяет надеяться, что именно экологическая физиология гидробионтов внесет в ближайшее время определяющий вклад в решение такого важного вопроса, как построение количественной теории роста живых организмов. Особую роль в этом должно, на наш взгляд, сыграть изучение взаимозависимости скоростей соматического и генеративного приростов с энергетическим обменом, а также скоростью питания животных, что будет представлять собой дальнейшую разработку теории Г. Г. Винберга о взаимозависимости скорости роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных. Необходимо проведение экспериментальных работ, в которых на одной и той же группе животных при соблюдении единых методических приемов исследовались бы все перечисленные выше эколого-физиологические характеристики. Такие эксперименты безусловно должны дать очень многое для понимания закономерностей, управляющих индивидуальной продуктивностью животных, и зависимости последней от факторов окружающей среды.

### ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф., Власова В. Г. Рост и продукция личинок Trichoptera // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 10. С. 1483—1492.

Аракелова Е. С. Эффективность и тип роста у двух видов пресноводных легочных моллюсков // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 4. С. 553—559.

Байчоров В. М. Энергетический обмен и размножение Mysis relicta Loven озера Южный Волос (БССР) // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии. Рига, 1979. С. 52—55.

**Байчоров В. М.** Эколого-энергетическая характеристика эмбрионального развития некоторых видов пресноводных ракообразных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1980. 24 с.

**Брегман Ю. З.** Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotidae intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 10. С. 1530—1537.

**Винберг Г. Г.** Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. 1966. Т. 61, № 2. С. 274—293.

**Винберг Г. Г.** Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста у животных // Биология моря. 1968а. Вып. 15. С. 5—15.

**Винберг Г. Г.** Общие закономерности роста животных // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968б. С. 45—59.

**Винберг Г. Г.** Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. С. 7—23.

**Голубков С. М.** Скорость роста и калорийность тела некоторых личинок поденок сем. Baetidae // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 157—168.

**Голубков С. М.** Соотношение скоростей роста и энергетического обмена у пресноводных беспозвоночных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1982. 22 с.

**Зайка В. Е.** Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972. 148 с.

**Иванова М. Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л., 1985. 223 с.

**Константинов А. С.** О типе роста личинок хирономид // Докл. АН СССР. 1958. Т. 120, № 5. С. 1151—1154.

**Крючкова Н. М.** Скорость и эффективность фильтрационного питания у некоторых видов пресноводных планктонных ракообразных // Экология. 1976. № 1. С. 82—88.

**Кутикова Л. А., Гутельмахер Б. Л.** Влияние состава пищи на рост и размножение *Asplancha brightwelli* Gosse (Rotatoria) // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 21—28.

**Мина М. В., Клевезаль Г. А.** Рост животных. М., 1976. 291 с.

**Нгуен Чонг Нью.** Продуктивно-энергетическая характеристика планктона тропического озера Хотай (Вьетнам): Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1985. 22 с.

**Романова З. А.** Эколого-энергетическая оценка репродукции бентосных морских ракообразных: Автореф. дис. канд. биол. наук. Севастополь, 1978. 23 с.

**Хмелева Н. Н.** Интенсивность генеративного роста у ракообразных // Докл. АН СССР. 1972. Т. 207, № 3. С. 707—710.

**Шмальгаузен И. И.** Рост и дифференцировка // Рост животных. М., 1935. С. 74—84.

**Bertalanffy L.** A quantitative theory of organic growth // Hum. Biol. 1938. Vol. 10. P. 181—213.

**Bertalanffy L., Estwich R. R.** Quantitative laws metabolism and growth // Quart. Rev. Biol. 1957. Vol. 32. P. 217—231.

**Brody S.** Bioenergetics and growth. Reinhold; New York, 1945. 1023 p.

**Cianclara S.** Food preference of *Cloeon dipterum* 9 (L) larvae and dependence of their development and growth on the type of food // Pol. Arch. Hydrobiol. 1980. Vol. 27. P. 143—160.

**Parker R. R., Larkin P. A.** A concept of growth in fishes // J. Fish. Res. Board Can. 1959. Vol. 16. P. 721—445.

**Taylor C. C.** Growth equation with metabolic parameters // J. Cons. int. explor. mer. 1962. Vol. 27, N 3. P. 270—286.



# СКОРОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА ПРОСТЕЙШИМИ

*Т. В. Хлебович*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Все явления жизни — рост, движение, размножение и другие требуют от организма расхода энергии, которую он получает в результате реакции биологического окисления. Количество выделенной при этом энергии почти точно пропорционально количеству потребленного организмом кислорода. Поэтому наиболее распространенной мерой энергетических затрат организма служит скорость потребления им кислорода (СПК), т. е. количество кислорода, потребляемое одной особью за единицу времени. Другая, не менее важная величина для оценки энергетических трат организма — интенсивность обмена, или скорость дыхания, отнесенная к единице массы тела.

Главное требование к методу определения СПК у мельчайших организмов — чтобы он был высокочувствительным и относительно простым в употреблении. Первые надежные результаты измерения скорости обмена веществ у простейших относятся к сороковым годам XX в. СПК у этих животных измерялось манометрическим методом в аппарате Варбурга. Достоинство этого метода заключается в его высокой чувствительности и возможности использования стандартного оборудования. Поэтому аппарат Варбурга широко использовался для измерения потребления кислорода у одноклеточных. Недостаток метода состоит в том, что при использовании аппарата Варбурга для получения надежных результатов необходима плотная культура простейших. Это приводит к тому, что уже минут через 15 после начала эксперимента кислородные условия в респирометрах значительно отличаются от начальных, что не может не сказаться на результатах измерений СПК в длительных опытах (Fenchel, Finlay, 1983). Для достижения равновесия между газовой и водной фазами необходима определенная частота качения манометров в аппарате Варбурга. Отклонения приводят к искажению результатов.

Содержание кислорода в газовой фазе может быть определено также с помощью ультрамикрореспирометра, который оказался примерно в 1000 раз чувствительнее аппарата Варбурга. Принцип работы ультрамикрореспирометра основан на игрушке, известной под названием Декартова (картезианского) поплавка. Первое описание этого поплавка было опубликовано Линдерстрем-Лангом (Linderström-Lang, 1937). Усовершенствованием картезианских поплавков занимался Цейтен (Zeuthen, 1943). Большой вклад в разработку методики и ее пропаганду внес Клековский (Klekowski, 1968). Большая чувствительность ультрамикрореспирометров позволяет измерять дыхание у отдельной особи крупных



простейших или у нескольких десятков особей меньших размеров. Трудность применения данной методики заключается в нестандартном изготовлении поплавков, требующем определенных навыков стеклодувной техники, что, конечно, затрудняет ее применение.

В последнее время стали внедрять электрохимические методы определения кислорода, или методы кислородных электродов (Березовский, 1974). Широко применяют как заводские, стандартные, так и самодельные устройства. Достоинство метода — быстрота измерения кислорода, недостаток — частая калибровка электродов, относительная сложность и дороговизна оборудования.

Если уровень обмена веществ у пойкилотермных многоклеточных организмов широко изучался многими исследователями, то изучение скорости обмена у одноклеточных организмов из-за методических затруднений мало привлекало внимание исследователей. К настоящему времени в литературе накоплен разрозненный и довольно противоречивый материал по СПК у одноклеточных животных, полученный разными методами.

\* Первые измерения СПК у простейших, относящиеся к началу века и выполненные на недостаточно высоком методическом уровне, рассматриваться здесь не будут. Наиболее ценные результаты исследований дыхания у простейших, проведенные в сороковых годах нашего столетия, были подытожены Г. Г. Винбергом (1949). По данным этих исследований было установлено, что скорость обмена у простейших находится в зависимости от температуры, содержания кислорода в воде, рН среды.

Фундаментальные исследования В. В. Барбарина и Л. М. Соловьевой (1947, 1948) на крупной пресноводной инфузории *Bursaria truncatella* показали, что уровень метаболизма у нее сразу после деления почти в 2 раза выше, чем у приближающейся к новому делению. Таким образом, обмен веществ у инфузорий находится в зависимости от их физиологического состояния. Здесь важно обратить внимание на то, что, поскольку обмен веществ у простейших связан с внутренним состоянием организма и факторами внешней среды, одиночное измерение дыхания у этих объектов может оказаться случайным и привести к значительным ошибкам. К результатам таких исследований нужно относиться с большой осторожностью.

На основании результатов измерений скорости потребления кислорода различными одноклеточными — бактериями, дрожжами, жгутиконосцами, амебами, инфузориями, яйцами морских беспозвоночных и насекомых Хеммингсен (Hemmingsen, 1960) вывел уравнение зависимости обмена от массы тела для одноклеточных

$$Q = 0.096w^{0.751}, \quad (1)$$

где  $Q$  — потребление кислорода, мкл/ч,  $w$  — масса, мг сырого вещества. Он же обобщил многочисленные данные по скорости дыхания у всех пойкилотермных организмов и получил, что,

несмотря на различия их внутреннего строения и массы тела, эта зависимость может быть передана уравнением

$$Q = 0.806w^{0.751}. \quad (2)$$

На основании уравнений (1) и (2) он показал, что одноклеточные организмы обладают уровнем обмена на порядок величин ниже среднего уровня обмена у пойкилотермных животных.

Накопленные к настоящему времени в литературе сведения по СПК более чем у 40 видов инфузорий пресноводных и морских, свободноплавающих и прикрепленных, хищников и седиментаторов представлены на рис. 1. Из рисунка видно, что установить какую-нибудь общую зависимость между обменом веществ и массой тела для изученных инфузорий невозможно.

Попробуем проанализировать этот противоречивый материал. Прежде всего следует обратить внимание на методику исследований. Большинство ранних работ по определению СПК у инфузорий выполнено с использованием аппарата Варбурга; о методических особенностях этого метода говорилось выше. Полярографические методы почти не применялись, наиболее распространенный метод измерения СПК у одноклеточных — метод картезианских поплавков. Каждый метод не лишен неточностей измерения. Чтобы избежать погрешностей, связанных с ошибками методов, проведем сравнение данных по СПК у инфузорий, которые были получены только с использованием картезианских поплавков.

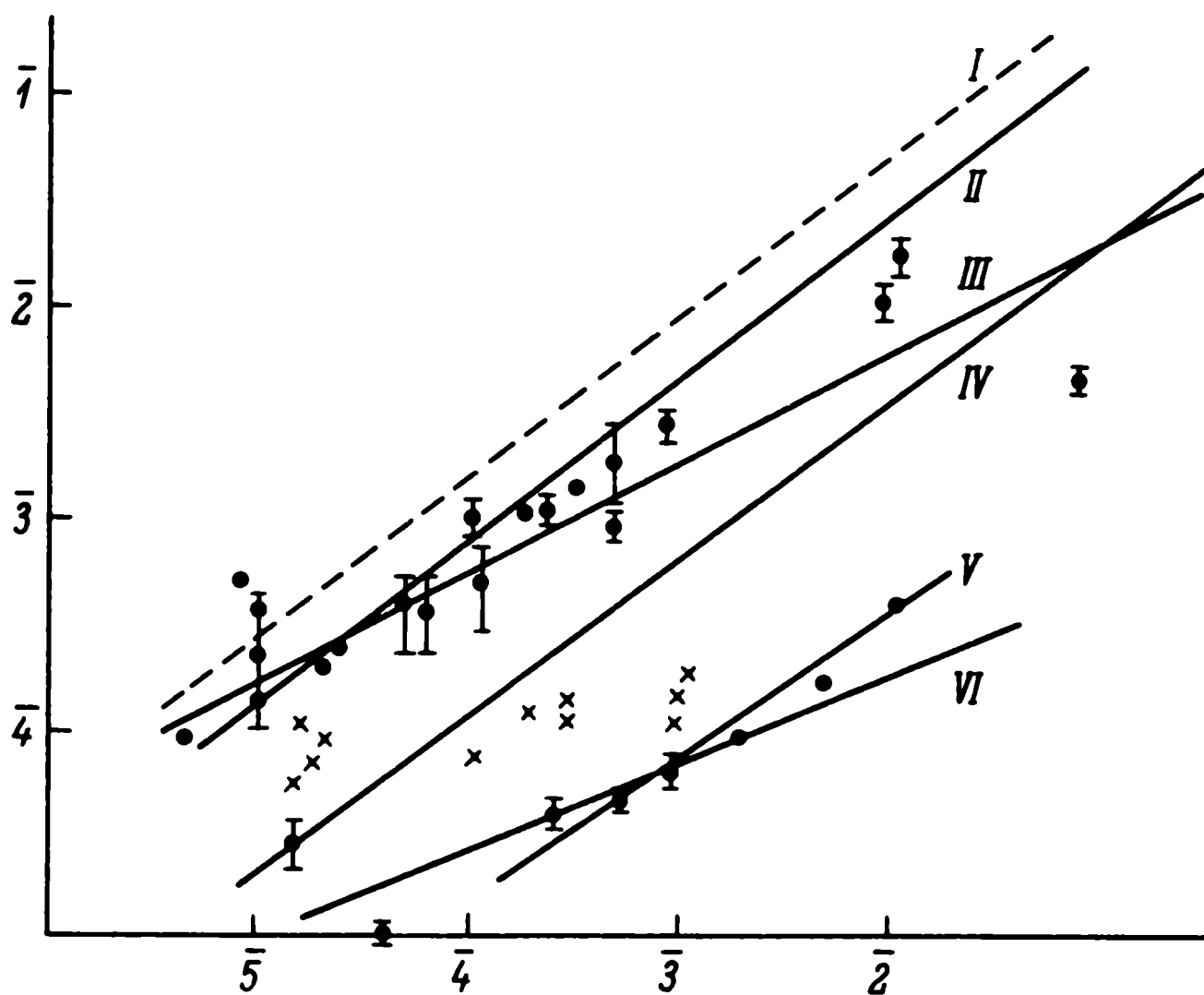


Рис. 1. Зависимость СПК у инфузорий от массы тела (по данным разных авторов).

Линии регрессии: I — уравнение Хеммингсена (2), II — уравнение Хлебович (4), III — уравнение Чорика-Щубернецкого (3), IV — уравнение Хеммингсена (1), V — уравнение Лейборна ( $Q = 0.0067 W^{0.67}$ ), VI — уравнение Лейборна—Финлея ( $Q = 0.00113 W^{0.417}$ ). Крестиком обозначены данные, полученные с помощью аппарата Варбурга. На оси абсцисс — логарифм массы тела, мг сырой массы, на оси ординат — логарифм СПК, мклО/(ч • особь).

Таким способом было исследовано СПК более чем у 20 видов инфузорий (рис. 2). Все эксперименты были проведены только на лабораторных культурах.

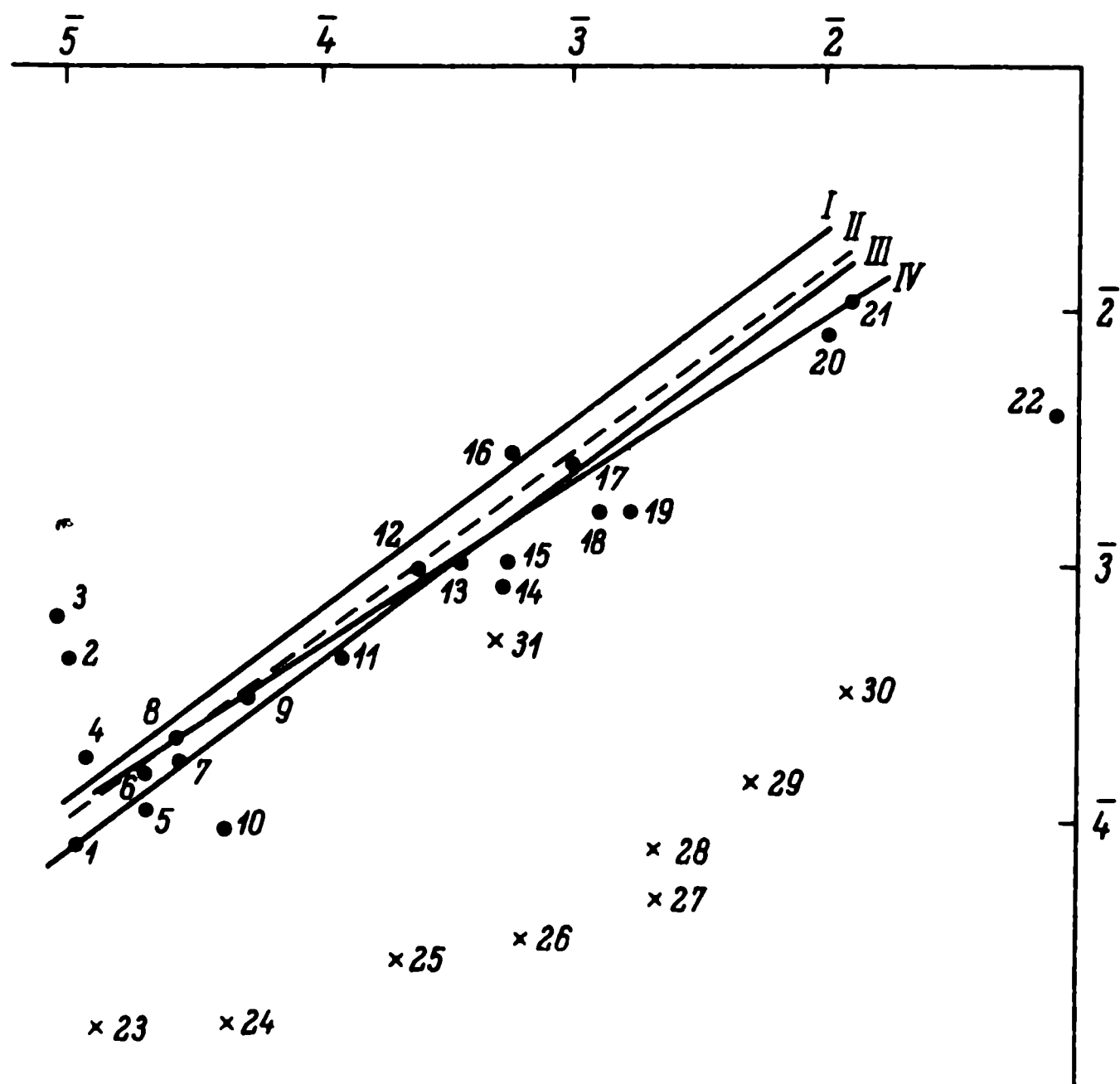


Рис. 2. Соотношение между СПК и массой тела у инфузорий, установленное с помощью картезианских поплавков (по данным разных авторов).

1 — *Tetrahymena pyriformis* (Lövlie, 1963); 2 — *T. pyriformis* (Lövlie, 1963); 3 — *Zootamnion simplex* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 4 — *Tetrahymena pyriformis* (Хлебович, 1974); 5 — *Vorticella ephemerae* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 6 — *Diophrys scutum* (Туманцева, Клековский, 1980); 7 — *Intrastylum steini* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 8 — *Tiarina fusus* (Туманцева, Клековский, 1980); 9 — *Zootamnion carinogammarum* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 10 — *Colpoda cucullus* (Pigon, 1959); 11 — *Opercularia nutans* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 12 — *Carchesium polypinum* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 13 — *Tracheloraphis* sp. (Vernberg, Coull, 1974); 14 — *Vorticella convallaria* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 15 — *Paramecium caudatum* (Винберг, 1935); 16 — *P. caudatum* (Хлебович, 1974); 17 — *Stylonichia mytilus* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 18 — *Stentor coeruleus* (Whitely, 1960); 19 — *Urostyla grandis* (Pigon, 1954); 20 — *Stentor polymorphus* (Беляцкая, 1959); 21 — *Spirostomum ambiguum* (Хлебович, 1974); 22 — *Stentor coeruleus* (Чорик, Щубернецкий, 1978); 23 — *Tetrahymena pyriformis*, 24 — *Vorticella microstoma*, 25 — *Paramecium aurelia*, 26 — *Spirostomum teres*, 27 — *Frontonia leucas* (Laybourn, Finlay, 1976); 28 — *Stentor coeruleus*, 29 — *S. coeruleus*, 30 — *S. coeruleus* (Laybourn, 1975); 31 — *Didinium nasutum* (Laybourn, 1977). Линии регрессии: I —  $Q = 0.6W^{0.75}$  (данные автора), II —  $Q = 0.38W^{0.7}$  (среднее по данным всех авторов), III —  $Q = 0.45W^{0.75}$  (Fenchel, Finlay, 1983), IV —  $Q = 0.25W^{0.68}$  (Klekowski, 1981). Крестиком обозначены данные Лейборн и Лейборн и Финлея. На оси абсцисс — логарифм массы инфузорий, мг сырой массы; на оси ординат — логарифм СПК, мклО/(ч· особь).

Из всего многообразия данных, полученных этим методом, выделяются результаты измерений скорости потребления кислорода, выполненные Лейборн (Lauborn, 1975) и Лейборн и Финлеем (Lauborn, Finlay, 1976) на 6 видах пресноводных свободноплавающих инфузорий. Очень низкий уровень обмена веществ у инфузорий, который получили эти исследователи, они объясняли их замедленным движением. Полученные Лейборн и Финлеем результаты по скорости потребления кислорода не только в десятки раз ниже данных всех других авторов, но и ниже среднего уровня обмена веществ простейших, приведенного Хеммингсеном для одноклеточных организмов, который включил в свое уравнение дыхание амёб, обладающих более низким уровнем обмена, чем инфузории.

Вероятнее всего, в методику измерения или в расчеты, приведенные Лейборн и Лейборн совместно с Финлеем, вкралась систематическая ошибка. Этим, в частности, может быть объяснена необычно низкая величина показателя степени (0.417) в их уравнении. Ошибочность приведенных ими величин скорости дыхания инфузорий, а также и формулы становится совершенно очевидной, если интенсивность дыхания у изученных ими инфузорий выразить в виде трат на обмен массы тела. Приняв, что 1 мг сырого вещества инфузорий эквивалентен 0.5 кал и оксикалорийный коэффициент составляет  $4.86 \cdot 10^{-3}$  кал/мклО, для инфузорий среднего размера ( $w = 5 \cdot 10^{-4}$  мг) по уравнению Лейборн—Финлея получим траты на обмен за сутки

$$\frac{0.001128 \cdot 24 (4.86 \cdot 10^{-3}) (5 \cdot 10^{-4})^{0.4171}}{0.5 (5 \cdot 10^{-4})} = 0.022 = 2.2 \%$$

Получается, что на энергетический обмен у этих животных за сутки расходуется 2.2 % от энергии вещества их тела. Это безусловно абсурдно малая величина. Поэтому данные Лейборн и Финлея в дальнейшем не могут быть использованы.

Молдавские исследователи Ф. П. Чорик и И. В. Шубернецкий (1978) для 9 видов кругоресничных инфузорий и некоторых представителей других отрядов выразили зависимость скорости потребления кислорода от массы тела следующим уравнением:

$$Q = 0.0673w^{0.53} \quad (3)$$

В уравнении (3) обращает на себя внимание малая величина показателя степени. Из рис. 2, на который нанесены все полученные этими авторами результаты, отчетливо видно, что наклон прямой, а следовательно, и показатель степени в их уравнении сильно зависят от двух крайних точек. Одна из них — высокое значение скорости обмена, полученное для инфузорий *Zootamnium simplex*, которое оказалось выше значений уровня обмена у пойкилотермных животных. Из-за недостаточного количества измерений этот результат не может быть принят во внимание. Другая крайняя точка — очень низкая величина скорости потребления кислорода крупной инфузорией *Stentor coeruleus*. Для этого вида

авторы привели необычайно большую массу инфузории, почти в 100 раз большую, чем для этого же вида привел Лейборн ( $2 \cdot 10^{-3}$  мг). Возможно, что ошибка в определении массы и привела к столь низкому расположению на графике этой точки.

Проведенное нами исследование СПК у 3 видов пресноводных инфузорий, масса тела которых различалась в 1000 раз, позволило установить зависимость между обменом веществ и массой тела инфузорий, которая передается уравнением (Хлебович, 1974)

$$Q = 0.716w^{0.76} \quad (4)$$

СПК морских инфузорий изучена слабо. К настоящему времени измерено дыхание всего у 3 видов морских инфузорий — *Trachilographis* sp. (Vernberg, Coull, 1974), *Tiarina fusus* и *Diophris scutum* (Туманцева, Клековский, 1980). Результаты этих исследований хорошо совпадают с данными, полученными на пресноводных видах инфузорий.

Клековский (Klekowski, 1981) рассчитал уравнение зависимости СПК у инфузорий от массы тела

$$Q = 0.25w^{0.68} \quad (5)$$

При этом он также обратил внимание на слишком низкий уровень обмена у инфузорий, приведенный в работе Лейборн и Финлея, и не принял в расчет их данные.

Фенчел и Финлей (Fenchel, Finlay, 1983) приводили уравнение, связывающее обмен и массу тела для Ciliata и Flagellata:

$$Q = 0.45w^{0.75} \quad (6)$$

Работа И. Г. Владимировой и А. И. Зотина (1983) представляет собой сводку исследований СПК у различных подразделений всего подцарства простейших. Ими были проанализированы 554 измерения скорости дыхания у 108 видов простейших. Больше половины всех определений сделано на жгутиконосцах и примерно равное количество измерений — на саркодовых и инфузориях. Все полученные данные были заложены ими в ЭВМ, и методом наименьших квадратов были рассчитаны коэффициенты  $a$  и  $k$  в уравнении, связывающем обмен с массой тела для отдельных типов и подтипов простейших

$$Q = aw^k$$

Не будем касаться жгутиконосцев, так как мы не занимались этой группой организмов. Что касается инфузорий, рассмотренных в сводке Владимировой и Зотина, нужно отметить, что материал по дыханию недостаточно критически оценен. Так, в их сводку включены данные индийских авторов (Sagojini, Nagabhushanam, 1967), которые изучали дыхание у 13 видов пресноводных инфузорий в аппарате Варбурга. Удивляют приведенные этими авторами массы инфузорий. Одна из самых крупных пресноводных инфузорий *Spirostomum ambiguum*, по их данным, имеет такую же массу, как и *Paramecium aurelia*, размеры которой во много раз меньше.

Масса инфузории *P. caudatum*, по их данным, в 5 раз больше, чем у *Spirostomum ambiguum*. Возможно, по этой причине авторам не удалось установить у инфузорий зависимость между потреблением кислорода и массой тела. Данные этих авторов не должны быть включены в общую сводку.

Кроме того, Владимирова и Зотин включили наряду с дыханием активных животных *Colpoda cucullus* дыхание их цист, у которых оно заметно ниже, чем у активно плавающих животных. Приведенные в этой сводке данные Лейборн и Лейборн и Финлея уже рассматривались выше и также не должны быть включены в общий список. Поэтому рассчитанное Владимировой и Зотиным уравнение метаболизма у инфузорий, в которое включены эти ошибочные данные, в дальнейшем при обсуждении материалов не будет рассматриваться.

На основании проведенных экспериментов по определению дыхания у инфузорий и критической оценки литературных данных для дальнейшего обсуждения можно рекомендовать использование следующих уравнений, связывающих СПК веществ с массой тела у инфузорий:

- 1)  $Q = 0.716w^{0.75}$  (Хлебович, 1974);
- 2)  $Q = 0.25w^{0.68}$  (Klekowski, 1981);
- 3)  $Q = 0.45w^{0.75}$  (Fenchel, Finlay, 1983).

Обобщив все экспериментальные данные по измерению СПК у инфузорий, выполненные только с использованием картезианских поплавков, мы рассчитали уравнение

$$\lg Q = (-0.32 \pm 0.22) + (0.75 \pm 0.1) \lg w$$

и получили

$$Q = 0.6w^{0.75} \quad (7)$$

Приведенные в таблице данные наглядно показывают, что наибольшая интенсивность обмена (потребление кислорода в расчете на 1 мг сырой массы инфузорий) присуща самым мелким организмам. Следовательно, для построения единицы массы тела мелкие простейшие должны потребить больше энергии, чем крупные.

Методические трудности, возникающие при использовании поплавковых респирометров, неточности при измерении размеров исследуемых организмов, а также игнорирование в экспериментах физиологического состояния особей приводят к значительным ошибкам. Поэтому по имеющимся в настоящее время результатам определения СПК у инфузорий можно судить только о среднем уровне энергетического обмена у этой группы организмов.

Из сравнения уровня энергетического обмена инфузорий с уровнем обмена, который был получен Хеммингсеном для всех пойкилотермных животных, следует, что уровень энергетического обмена у инфузорий близок, а возможно, и не отличается от уровня метаболизма многоклеточных беспозвоночных, и он выше уровня, который привел Хеммингсен для одноклеточных организмов.

# Интенсивность обмена у инфузорий

| Вид                           | $\omega$ , мг сырой массы | $Q$ , мклО/ч                                   | $Q/\omega$ | Источник                          |
|-------------------------------|---------------------------|------------------------------------------------|------------|-----------------------------------|
| <i>Tetrahymena pyriformis</i> | $1.0 \cdot 10^{-5}$       | $8.4 \cdot 10^{-5}$ —<br>$—4.68 \cdot 10^{-5}$ | 8—46       | Lövlie, 1963                      |
| <i>Vorticella ephemerae</i>   | $1.1 \cdot 10^{-5}$       | $1.85 \cdot 10^{-4}$                           | 17         | Хлебович, 1974                    |
|                               | $1.9 \cdot 10^{-5}$       | $1.12 \cdot 10^{-4}$                           | 6          | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Diophrys scutum</i>        | $2.1 \cdot 10^{-5}$       | $1.63 \cdot 10^{-4}$                           | 8          | Туманцева,<br>Клековский,<br>1980 |
| <i>Intrastylum steini</i>     | $2.6 \cdot 10^{-5}$       | $1.68 \cdot 10^{-4}$                           | 6          | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Tiarina fusus</i>          | $2.7 \cdot 10^{-5}$       | $1.94 \cdot 10^{-4}$                           | 7          | Туманцева,<br>Клековский,<br>1980 |
| <i>Colpoda cucullus</i>       | $4.5 \cdot 10^{-5}$       | $8.56 \cdot 10^{-5}$                           | 19         | Pigon, 1959                       |
| <i>Opercularia nutans</i>     | $1.2 \cdot 10^{-4}$       | $4.47 \cdot 10^{-4}$                           | 3.7        | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Paramecium aurelia</i>     | $2.0 \cdot 10^{-4}$       | $7.8 \cdot 10^{-4}$                            | 4          | Stewart, 1964                     |
| <i>Carchesium polypinum</i>   | $2.3 \cdot 10^{-4}$       | $9.4 \cdot 10^{-4}$                            | 4          | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Tracheloraphis</i> sp.     | $3.4 \cdot 10^{-4}$       | $1.1 \cdot 10^{-3}$                            | 3          | Vernberg,<br>Coull, 1974          |
| <i>Vorticella convallaria</i> | $5.5 \cdot 10^{-4}$       | $8.4 \cdot 10^{-4}$                            | 1.5        | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Paramecium caudatum</i>    | $5.0 \cdot 10^{-4}$       | $1.0 \pm 10^{-3}$                              | 2          | Винберг, 1935                     |
|                               | $5.5 \cdot 10^{-4}$       | $3.0 \cdot 10^{-3}$                            | 5.4        | Хлебович, 1974                    |
| <i>Stylonichia mutilus</i>    | $9.0 \cdot 10^{-4}$       | $2.3 \cdot 10^{-3}$                            | 2.5        | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |
| <i>Stentor coeruleus</i>      | $1.3 \cdot 10^{-3}$       | $1.5 \cdot 10^{-3}$                            | 1          | Whitely, 1960                     |
| <i>Urostyla grandis</i>       | $1.7 \cdot 10^{-3}$       | $1.7 \cdot 10^{-3}$                            | 1          | Pigon, 1959                       |
| <i>Stentor polymorphus</i>    | $1.0 \cdot 10^{-2}$       | $7.6—9.1 \cdot 10^{-3}$                        | 0.7—0.9    | Беляцкая, 1959                    |
| <i>Spirostomum ambiguum</i>   | $1.2 \cdot 10^{-2}$       | $1.2 \cdot 10^{-2}$                            | 1          | Хлебович, 1974                    |
| <i>Stentor coeruleus</i>      | $9.0 \cdot 10^{-2}$       | $3.9 \cdot 10^{-3}$                            | 0.4        | Чорик, Шубер-<br>нецкий, 1978     |

Теперь уточним представление об энергетическом обмене у более примитивных простейших организмов — саркодовых. Первые исследования интенсивности потребления кислорода у саркодовых относятся к сороковым годам. Применяв поплавковый микрореспирометр, Цейтен (Zeuthen, 1947) измерил дыхание *Diffugia* sp. Холтер (Holter, 1943), Холтер и Цейтен (Holter, Zeuthen, 1948), используя картезианский поплавок, измерили скорость потребления кислорода у крупной амебы *Chaos chaos*. Пейс и Белда (Pace, Belda, 1944) определили дыхание у много-ядерной амебы *Pelomyxa cardinensis*.

Анализируя результаты этих трех измерений СПК у саркодовых, Г. Г. Винберг обратил внимание на то, что уровень обмена веществ у саркодовых ниже, чем у инфузорий, несмотря на то что размеры амеб значительно превышали размеры инфузорий. Недостаточность данных не позволила в то время сделать какие-либо определенные выводы. Для того чтобы составить представление об уровне обмена у саркодовых, нужно иметь данные



об интенсивности обмена у мелких амёб. Разница масс изучаемых животных должна при этом составлять несколько порядков величин.

Накопленные в последнее время данные по скорости обмена у саркодовых, масса тела которых различалась на 5 порядков величин, позволили уточнить представление об уровне обмена у этих организмов. Результаты исследований Рогерсона (Rogerson, 1981) дыхания *Amoeba proteus*, Чапман и Хамбургера (Chapman-Andresen, Hamburger, 1981) — *Pelomyxa palustris*, неопубликованные данные В. А. Мовчан для 5 видов раковинных корненожек, данные Викола и Чорика (1984) по СПК раковинными амёбами, а также результаты Лейборн и Белдок (Laybourn, Baldock, 1980) и Белдок с соавторами (Baldock et al., 1982), полученные на мелких корненожках, представлены на рис. 3. Из рисунка видно, что только данные Лейборн и Белдок (Laybourn, Baldock, 1980) по 2 видам корненожек выделяются из общей картины. Они оказались не только на порядок выше всех других экспериментальных точек, но и значительно превзошли данные по уровню обмена, приведенные Хеммингсеном для пойкилотермных организмов (рис. 3, прерывистая линия).

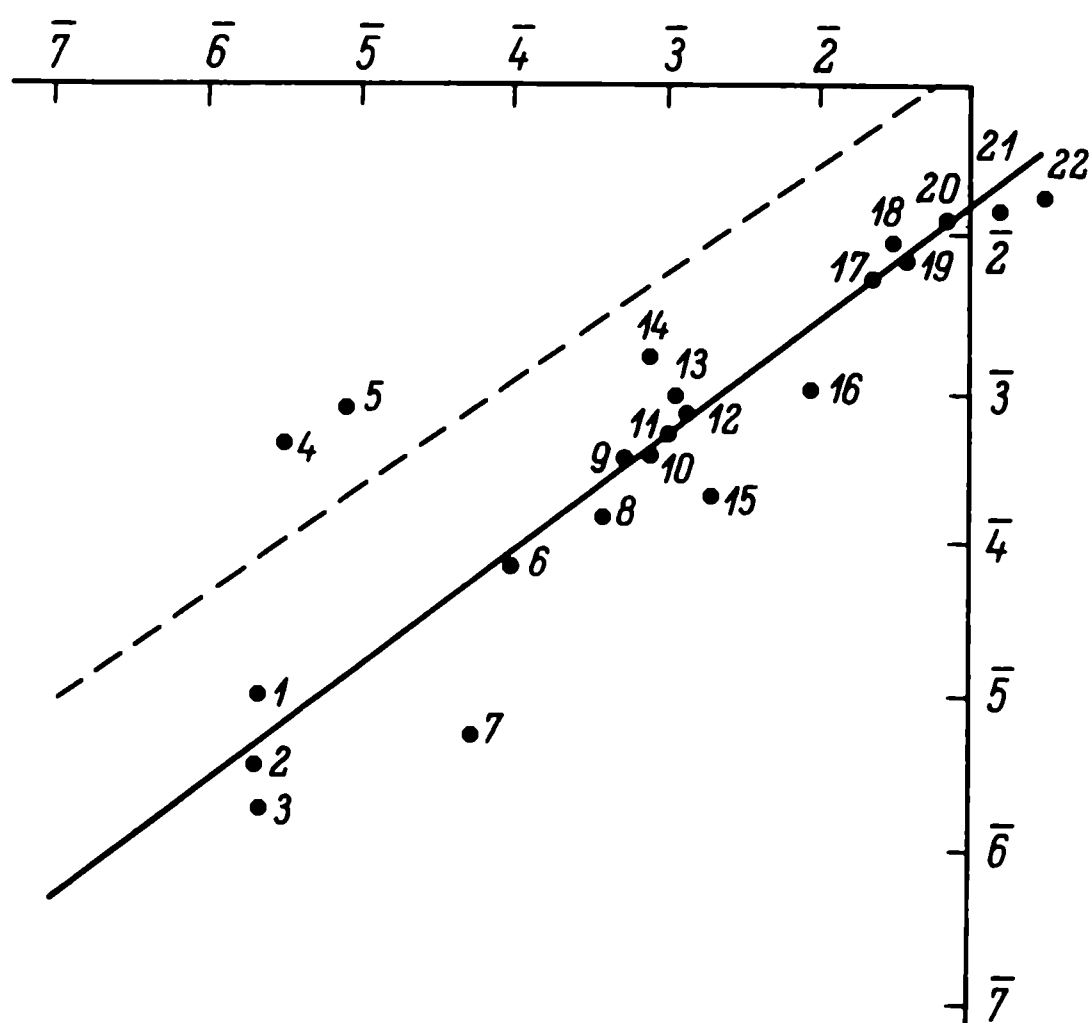


Рис. 3. Зависимость СПК от массы тела у саркодовых.

1 — *Acanthamoeba* sp. (Hamburger, 1975); 2 — *Acanthamoeba castellanii*, 3 — *Saccamoeba limax* (Baldock et al., 1982); 4 — *Saccamoeba limax*, 5 — *Vanella* sp. (Laybourn, Baldock, 1980); 6 — *Diffugia gramen* (Викол, Чорик, 1984); 7 — *Polychaos fasciculatum* (Baldock et al., 1982); 8 — *Centropyxis aculeata*, 9 — *Diffugia avellata* (данные В. А. Мовчан); 10 — *Amoeba proteus* (Rogerson, 1981); 11 — *A. proteus* (Korohoda, Kalisz, 1970); 12 — *Diffugia corona* (Викол, Чорик, 1984); 13 — *Amoeba proteus* (Rogerson, 1981); 14 — *A. proteus* (Korohoda, Kalisz, 1970); 15 — *Diffugia* sp. (Zeuthen, 1943); 16 — *Amoeba proteus* (Brachet, 1955); 17 — *Pelomyxa cardinensis* (Pace, Belda, 1944); 18 — *Chaos carolinense* (Claff, Tahmisian, 1949); 19 — *Ch. chaos* (Holter, 1943); 20 — *Ch. chaos* (Holter, Zeuthen, 1948); 21 — *Pelomyxa palustris*, 22 — *P. palustris* (Chapman-Andresen, Hamburger, 1981). Прямая линия — уравнение [8], прерывистая линия — уравнение [2]. На оси абсцисс — логарифм массы тела, мг сырой массы; на оси ординат — логарифм СПК, мклО/(ч · особь).

Обращает на себя внимание, что Белдок с соавторами (Baldock et al., 1982), исследуя СПК у того же вида корненожек — *Saccamoeba lima*, получили данные по дыханию в 100 раз ниже тех, которые были получены в более ранней работе Лейборн и Белдок. Удивительно, что совершенно несопоставимые результаты этих двух экспериментальных работ почти не обсуждаются. Поэтому эти экспериментальные данные не приняты нами во внимание.

Из рис. 3 видно, что, несмотря на большой размах масс изученных саркодовых, охватывающий 5 порядков величин, зависимость СПК от массы тела у саркодовых может быть хорошо передана единым уравнением

$$Q = (0.069 \pm 0.05) w^{0.75 \pm} \quad (8)$$

которое почти совпадает с уравнением, полученным Хеммингсеном для одноклеточных (1).

Таким образом, рассмотрение собственных и литературных данных по СПК у простейших пресноводных и морских, свободно-плавающих и прикрепленных, масса тела которых различалась на несколько порядков величин, позволило выработать представление об уровне обмена веществ у этой группы организмов. Как следует из приведенных уравнений, для всех простейших нет единого среднего уровня энергетического обмена. Это подтвердило выводы, сделанные в работе Т. В. Хлебович и Г. Г. Винберга (1984), о том, что ресничные инфузории близки или не отличаются от многоклеточных беспозвоночных по СПК, для саркодовых же характерен во много раз более низкий средний уровень энергетического обмена, чем для инфузорий.

## ЛИТЕРАТУРА

**Барбарин В. В., Соловьева Л. М.** Дыхание инфузорий *Bursaria truncatella* при конъюгации и при инцистировании // Докл. АН СССР. 1947. Т. 55, № 7. С. 677—680.

**Барбарин В. В., Соловьева Л. М.** Изменение интенсивности дыхания на различных стадиях жизненного цикла у *Bursaria truncatella* // Учен. зап. 1948. Т. 70. С. 49—65.

**Беляцкая Ю. С.** Применение поплавкового микрореспирометра к измерению газообмена у планктонных животных // Докл. АН БССР. 1959. Т. 3, № 7. С. 315—317.

**Березовский В. А.** Электроды для полярографического определения кислорода в биологических объектах // Полярографическое определение кислорода в биологических объектах. Киев, 1974. С. 34—57.

**Викол М. М., Чорик Ф. П.** Скорость энергетического обмена некоторых видов раковинных корненожек (*Rhizopoda*, *Testacea*) // Изв. АН МолдССР. Сер. биол. и хим. наук. 1984. № 1. С. 69—70.

**Винберг Г. Г.** К методике измерения дыхания капиллярреспирометром // Биол. журн. 1935. № 4. С. 1061—1076.

**Винберг Г. Г.** Интенсивность обмена у простейших // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 28, вып. 2 (5). С. 226—245.

**Владимирова И. Г., Зотин А. И.** Скорость дыхания у простейших. М., 1983. 61 с.

**Туманцева Н. И., Клековский Р. З.** Потребление кислорода некоторыми видами морских планктонных инфузорий // Экосистемы пелагиали Перуанского р-на. М., 1980. С. 198—202.

**Хлебович Т. В.** Интенсивность дыхания у инфузорий разного размера // Цитология. 1974. Т. 16, № 1. С. 103—105.

**Хлебович Т. В.** Скорость потребления кислорода инфузориями // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 25—31.

**Хлебович Т. В., Винберг Г. Г.** Уровень энергетического обмена у многоклеточных животных и у простейших // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274, № 2. С. 497—499.

**Чорик Ф. П., Шубернецкий И. В.** Интенсивность газообмена у некоторых видов инфузорий // Вопросы экологии простейших. Л., 1978. С. 66—75.

**Baldock B. M., Rogerson A. J., Berger J.** Further studies on respiratory rates of freshwater amoebae (Rhizopoda, Gymnamoebia) // Microbial Ecol. 1982. Vol. 8, N 1. P. 55—60.

**Brachet J.** Recherches sur les interactions biochimiques entre le noyau et le cytoplasme chez les organismes unicellulaires. 1. Amoeba proteus // Biochim. et biophys. acta. 1955. Vol. 18, N 2. P. 247—268.

**Chapman-Andresen C., Hamburger K.** Respiratory studies on the giant amoeba Pelomyxa palustris // J. Protozool. 1981. Vol. 28, N 4. P. 433—440.

**Claff C. L., Tahmisian T. N.** Cartesian diver technique // J. Biol. Chem. 1949. Vol. 179, N 4. P. 577—583.

**Fenchel T., Finlay B. J.** Respiration rates in heterotrophic freeliving Protozoa // Microbial Ecol. 1983. Vol. 9, N 2. P. 99—122.

**Hamburger K.** Respiratory rate through the growth division cycle of Acanthamoeba sp. // C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim. 1975. Vol. 40, N 15. P. 175—185.

**Hemmingsen A. M.** Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution // Rept. Steno mem. hospital Copenhagen. 1960. Vol. 9, N 2. 110 p.

**Holter H.** Technique of the Cartesian diver // C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim. 1943. Vol. 24, N 18. P. 399—478.

**Holter H., Zeuthen E.** Metabolism and reduced weight in starving Chaos chaos // C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim. 1948. Vol. 26, N 9. P. 277—295.

**Klekowski R. Z.** Methods of ecological bioenergetics. Warszawa; Krakow, 1968. 252 p.

**Klekowski R. Z.** Size dependence of metabolism in protozoans // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1981. P. 1498—1502.

**Korohoda W., Kalisz B.** Correlation of respiratory and motile activities in Amoebae proteus // Folia Biol. 1970. Vol. 18, N 2. P. 137—143.

**Laybourn J.** Respiratory energy losses in Stentor coeruleus Ehrenb // Oecologia. 1975. Vol. 21, N 3. P. 273—278.

**Laybourn J.** Respiratory energy losses in the protozoan predator Didinium nasutum Müller (Ciliophora) // Oecologia. 1977. Vol. 27, N 1. P. 305—309.

**Laybourn J., Baldock B.** Respiratory studies on two small freshwater amoebae // Microbial Ecol. 1980. Vol. 6, N 3. P. 209—216.

**Laybourn J., Finlay B. J.** Respiratory energy losses related to cell weight and temperature in ciliated protozoa // Oecologia, 1976. Vol. 24, N 4. P. 349—355.

**Linderström-Lang K.** Principle of cartesian diver applied to gasometri C° technique // Nature. 1937. N 140. P. 108.

**Lövlie A.** Growth in mass and respiration during the cell cycle of Tetrahymena pyriformis // C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim. 1963. Vol. 33, N 10. P. 377—413.

**Pace D. M., Belda W. H.** The effect of potassium cyanide, potassium arsenite and ethyl-urethan on respiration in Pelomyxa cardinensis // Biol. Bull. 1944. Vol. 87, N 2. P. 138—144.

**Pigon A.** Respiration of Colpoda cucullus during active life and encystment // J. Protozool. 1959. Vol. 6, N 4. P. 303—308.

**Rogerson A.** The ecological energetics of Amoeba proteus (Protozoa) // Hydrobiologia. 1981. Vol. 85, N 2. P. 117—128.

**Sarojini R., Nagabhushanam R.** A comparative study of the respiration of some free-living ciliate protozoa // J. Anim. Morphol. and Physiol. 1967. Vol. 14, N 1. P. 158—167.

**Stewart J. M.** The measurements of oxygen consumption in Paramecia of different ages // J. Protozool. 1964. Suppl., vol. 119. P. 39—40.

**Vernberg W. B., Coull B. C.** Respiration of an interstitial ciliate and benthic energy relationships // *Oecologia*. 1974. Vol. 16, N 4. P. 259—264.

**Whitely A.** Interactions of nucleus and cytoplasm in controlling respiratory patterns in regenerating *Stentor coeruleus* // *C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim.* 1960. Vol. 32, N 4. P. 49—62.

**Zeuthen A.** A cartesian diver microrespirometer with a gas volume of 0.1 ml. // *C. r. trav. Lab. Carlsberg, Sér.-Chim.* 1943. Vol. 24, N 19. P. 480—517.

**Zeuthen E.** Body size and metabolic rate in the animal kingdom // *C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Chim.* 1947. Vol. 26, N 3. P. 1—161.

## КРИТИЧЕСКАЯ И «ПОДДЕРЖИВАЮЩАЯ» КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ ПРЕСНОВОДНЫХ ХИЩНЫХ КОПЕПОД

*П. И. Крылов*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Зависимость рациона от концентрации пищи — одна из наиболее важных функций, количественно характеризующих питание зоопланктона. С ее помощью можно достаточно точно судить об обеспеченности пищей животных в природных условиях. Эта зависимость обычно используется для численной оценки трофических взаимодействий организмов в разных типах математических моделей водных сообществ (Винберг, Анисимов, 1966; Меншуткин, 1971; Умнов, 1972, и др.). Поэтому получение и анализ данных по питанию зоопланктона с целью выяснения факторов, определяющих параметры этой зависимости в конкретных ситуациях, представляют большой интерес.

Связь рациона  $C$  с концентрацией пищи  $q$  наиболее полно характеризуется следующим набором параметров (рис. 1):  $C_m$  — максимальный рацион;  $q_k$  — критическая концентрация пищи, при которой достигается  $C_m$ ;  $C_r$  — «поддерживающий» рацион, обеспечивающий траты энергии животного на обмен;  $q_r$  — «поддерживающая» концентрация пищи, при которой достигается  $C_r$ ;  $q_0$  — пороговая концентрация пищи, при которой начинается питание.

Зависимость рациона от концентрации пищи наиболее часто выражается уравнением Ивлева

$$C = C_m (1 - \exp(-kq))$$

или с учетом пороговой концентрации (Винберг, Анисимов, 1966; Parsons et al., 1967)

$$C = C_m (1 - \exp(-k(q - q_0))).$$

Наличие пороговой концентрации пищи ( $q_0$ ) было доказано для морских копепод-фитофагов специальными опытами по питанию при низких плотностях фитопланктона (Frost, 1975). Неспособность потреблять пищу при ее недостаточной концентрации

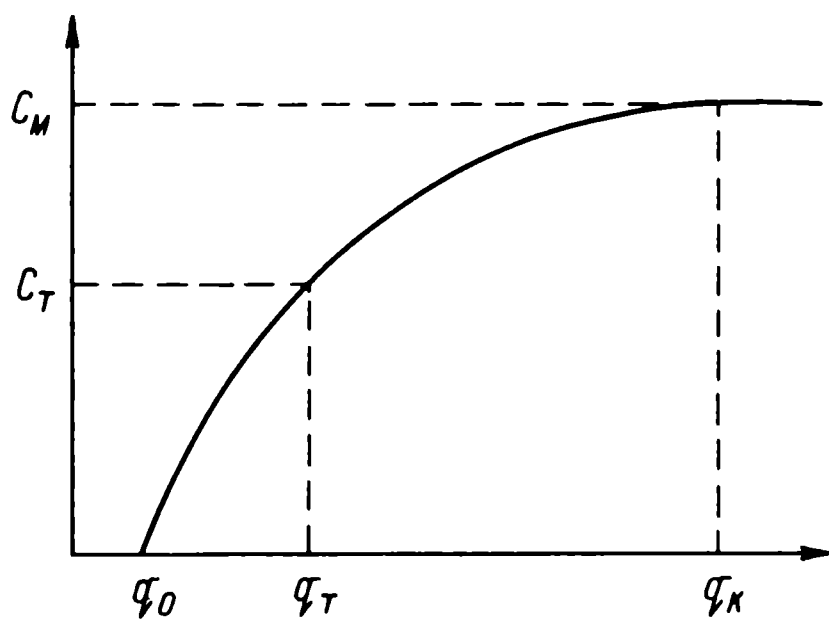


Рис. 1. Зависимость рациона водных животных от концентрации корма.

На оси ординат — рацион; на оси абсцисс — концентрация корма.  $C_M$  — максимальный рацион,  $C_T$  — «поддерживающий» рацион,  $q_0$  — пороговая концентрация,  $q_T$  — «поддерживающая» концентрация,  $q_K$  — критическая концентрация корма.

у морских растительноядных копепод может быть удовлетворительно объяснена механизмом их питания (Дриц, 1982). Для хищных копепод достоверных определений  $q_0$  нет. Поэтому в дальнейшем принималось, что питание копепод-зоофагов начинается при концентрациях пищи, близких к нулю, и параметр  $q_0$  не рассматривался.

Из остальных перечисленных параметров наиболее часто становились предметом специальных исследований максимальный и «поддерживающий» рационы. Получены зависимости этих величин от массы тела планктонных животных, температуры воды и ряда других факторов среды (Сущеня, 1975). Значительно меньше известно о закономерностях изменения критической и «поддерживающей» концентраций пищи. Часть исследователей считает, что  $q_K$  не зависит ни от качества корма, ни от типа питания (Павловская, Печень, 1971). Для пресноводного и морского зоопланктона она находится в диапазоне от 3—6 до 12—18 мг сырой массы/л (Сущеня, 1975; Гутельмахер, Алимов, 1979). В других работах показано, что на величины  $q_K$  и  $q_T$  у планктонных животных могут оказывать влияние масса тела (Грузов, Волошина, 1976; Дриц, Семенова, 1984; Грузов, 1986), размеры пищевых частиц (Арашкевич, Дриц, 1984), их форма (Грузов, Волошина, 1976), температура воды (Lampert, 1977; Трубецкова, 1982). Однако все эти данные относятся к морским копеподам-фитофагам и клadoцерам. Чем определяются величины критической и «поддерживающей» концентраций корма хищных копепод, в частности пресноводных, остается неясным.

Данная работа преследовала цель обобщить имеющиеся сведения о «поддерживающей» и критической концентрациях пищи для пресноводных копепод-зоофагов и выявить влияние на эти величины размеров хищника и жертвы.

Материалом для работы послужили данные автора по зависимости рациона хищных циклопов *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Cyclops abyssorum* Sars, *Acanthocyclops americanus* (Marsh.) и *A. gigas* Claus от концентрации жертв, а также литературные данные по питанию хищных копепод.

Способ определения «поддерживающей» концентрации пищи был аналогичен использованному в работах Ю. И. Сорокина

и Д. А. Панова (1968) и Ламперта (Lampert, 1977). Рассчитывались скорость дыхания хищника и «поддерживающий» рацион, компенсирующий траты на обмен (усвояемость животного корма была принята равной 0.8). Далее, по зависимостям, связывающим скорость питания с концентрацией пищи, определялась концентрация, соответствующая «поддерживающему» рациону. Траты на обмен у рачков (кроме тех случаев, когда они были определены в экспериментах, проводимых параллельно с опытами по питанию) рассчитывались по уравнениям связи с их массой тела (Сущенко, 1972).

Критическая концентрация корма  $q_k$  из-за экспоненциального характера формулы Ивлева не может быть рассчитана непосредственно по уравнению. Для ее определения были предложены несколько способов (Гутельмахер, Алимов, 1979; Сущенко, Трубецкова, 1981; Дриц, 1982). Как показало проведенное сравнение, все три способа дали близкие оценки величины  $q_k$ . Однако способ А. В. Дрица (1982), при котором за  $q_k$  принимается концентрация корма, когда рацион составляет 85 % максимального, представляется безусловно самым простым. В дальнейшем за  $q_k$  в нашей работе принималась концентрация, соответствующая  $C = 0.85C_m$ .

### «Поддерживающая» концентрация пищи

На рис. 2 приведены зависимости скорости питания циклопов от концентрации науплиев копепод. Температура воды в опытах составляла 18—20 °С. Циклопы *Acanthocyclops gigas* были представлены в опытах IV—V копеподитными стадиями. В опытах с другими видами использовались половозрелые самки сразу же после отрождения ими молоди (во избежание появления науплиев в течение опыта). Науплии представляли собой смесь всех стадий видов веслоногих рачков, обитающих в водоеме, в котором проводились исследования. Опыты с *A. americanus* выполнены на лабораторной культуре. Кормом служила смесь науплиев *A. americanus* и *A. viridis*. Более подробно условия и результаты этих опытов изложены в предыдущих работах (Алексеев, Крылов, 1981; Крылов, 1982, 1983).

Из рис. 2 видно, что во всем изученном диапазоне (40—900 экз./л) рацион линейно возрастал с увеличением концентрации жертв. Значения «поддерживающей» концентрации пищи  $q_r$ , определенные по полученным зависимостям, приведены в табл. 1. Помимо указанных данных для расчета «поддерживающих» концентраций корма были использованы результаты опытов по питанию науплиями циклопов *Cyclops vicinus* Uljanin (Иванова, Гутельмахер, 1977) и *C. strenuus sevanica*.<sup>1</sup> Размеры науплиев в этих опытах были близки к размерам науплиев в опытах автора.

Данные любезно предоставлены М. Б. Ивановой и А. А. Симоняном.

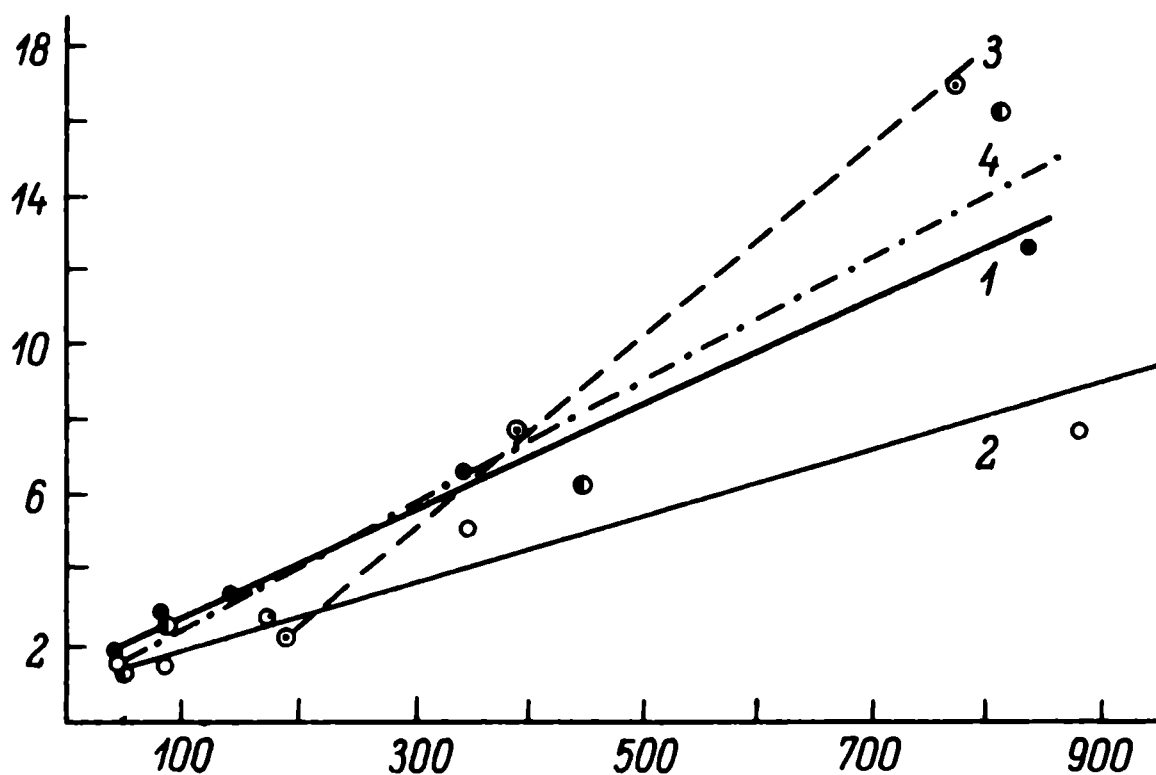


Рис. 2. Рационы четырех видов циклопов при питании разными концентрациями науплиев копепод.

На оси ординат — скорость потребления науплиев (экз./сут); на оси абсцисс — концентрация науплиев (экз./л). 1 — *Mesocyclops leuckarti*, 2 — *Cyclops abyssorum*, 3 — *Acanthocyclops americanus*, 4 — *A. gigas*.

По данным табл. 1 видно, что «поддерживающая» концентрация науплиев в целом положительно связана с массой тела циклопов. Чем крупнее хищник, тем больше должна быть концентрация науплиев, чтобы его рацион компенсировал потребности в энергии на обмен.

Таблица 1

Концентрация науплиев копепод,  $q_T$ , экз./л, при которых удовлетворяются потребности в энергии на дыхание хищных циклопов

| Вид хищника                      | $w_1$ | $w_2$               | $w_1/w_2$ | $q_T$ | Источник |
|----------------------------------|-------|---------------------|-----------|-------|----------|
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>     | 0.032 | $1.3 \cdot 10^{-3}$ | 25        | 800   | 1        |
| <i>Cyclops vicinus</i>           | 0.048 | $2.7 \cdot 10^{-3}$ | 18        | 1300  | 2        |
| <i>C. abyssorum</i>              | 0.086 | $1.3 \cdot 10^{-3}$ | 67        | 3200  | 1        |
| <i>C. strenuus sevanica</i>      | 0.091 | $1.6 \cdot 10^{-3}$ | 57        | 3560  | 3        |
| <i>Acanthocyclops americanus</i> | 0.104 | $7.5 \cdot 10^{-4}$ | 138       | 2200  | 4        |
| <i>A. gigas</i>                  | 0.408 | $1.1 \cdot 10^{-3}$ | 378       | 6600  | 5        |

Примечание. В графе «Источник» использованы публикации: 1 — Крылов, 1982; 2 — Иванова, Гутельмахер, 1977; 5 — Крылов, 1983; а также неопубликованные данные Ивановой и Симоняна (3) и данные автора (4).  $w_1$  и  $w_2$  — соответственно масса тела циклопов и науплиев, мг сырой массы.

Были рассмотрены взятые из литературы зависимости рациона от концентрации при потреблении циклопами инфузорий. В опытах И. Б. Богатовой (1951) рационы *Acanthocyclops viridis* и *Cyclops strenuus* линейно возрастали при изменении концентрации *Paramecium* sp. от 100 до 1100 тыс. экз./л. В экспериментах Г. С. Корниенко (1976) такая же зависимость отмечена в питании *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis* смесью инфузорий из пруда при



Концентрации инфузорий,  $q_t$ , тыс. экз./л, при которых удовлетворяются потребности в энергии на дыхание хищных циклопов

| Вид хищника                    | $w_1$ | $w_2$             | $w_1/w_2$ | $q_t$ | Источник |
|--------------------------------|-------|-------------------|-----------|-------|----------|
| <i>Macrocyclus albidus</i>     | 0.044 | $1 \cdot 10^{-4}$ | 440       | 8.5   | 1        |
| <i>Acanthocyclops vernalis</i> | 0.134 | $2 \cdot 10^{-4}$ | 670       | 244   | 2        |
| <i>Cyclops vicinus</i>         | 0.273 | $2 \cdot 10^{-4}$ | 1365      | 519   | 2        |
| <i>C. strenuus</i>             | 0.100 | $6 \cdot 10^{-5}$ | 1667      | 565   | 3        |
| <i>A. viridis</i>              | 0.290 | $6 \cdot 10^{-5}$ | 4833      | 925   | 3        |

Примечание. В графе «Источник» использованы публикации: 1 — Шушкина, Клековский, 1968; 2 — Корниенко, 1976; 3 — Богатова, 1951.  $w_1$  и  $w_2$  — соответственно масса тела циклопов и инфузорий, мг сырой массы.

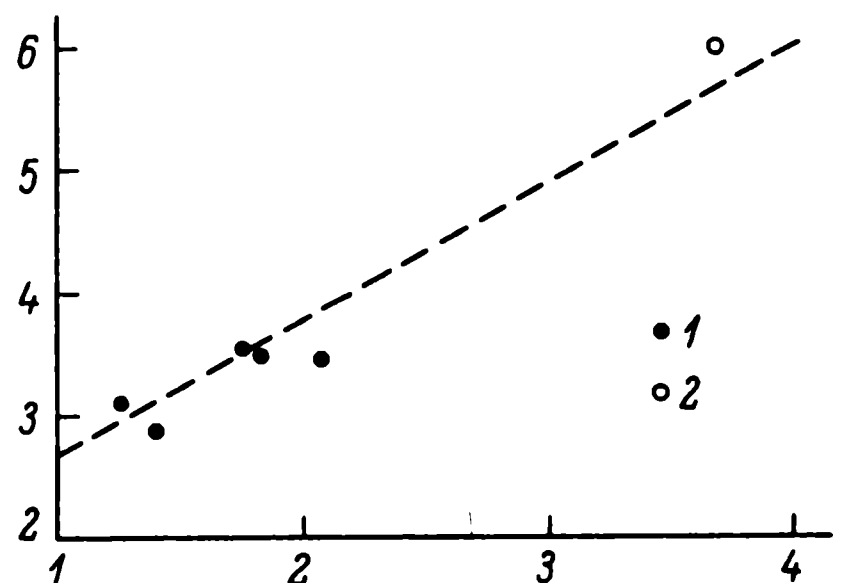
концентрациях 100—800 тыс. экз./л. Э. А. Шушкиной и Р. Клековским (1968) было показано, что суточные рационы самцов *Macrocyclus albidus* возрастали при концентрациях *Paramecium aurelia* от 1 до 65 тыс. экз./л, после чего стабилизировались на определенном уровне.

Результаты расчета «поддерживающих» концентраций инфузорий в указанных экспериментах приведены в табл. 2.

Величины  $q_t$  для разных видов циклопов составляли 8.5—925.0 тыс. инфузорий в литре воды. Как и при потреблении науплиев, самая низкая величина  $q_t$  отмечена у самого мелкого циклопа (*Macrocyclus albidus*), самая высокая — у наиболее крупного (*Acanthocyclops viridis*). Однако из данных табл. 2 следует, что связь между  $q_t$  и массой тела хищника в этой группе опытов менее выражена, чем в экспериментах по потреблению науплиев копепод. Можно предположить, что это связано с существенными различиями размеров жертв — инфузорий в опытах разных авторов. Так, средняя масса тела особи в смеси инфузорий в экспериментах с *A. vernalis* и *Cyclops vicinus* (Корниенко, 1976) составляла  $2 \cdot 10^{-4}$ , *Paramecium* в опытах с *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops viridis* (Богатова, 1951) — только  $6 \cdot 10^{-5}$  мг сырой массы. Это не могло не сказаться на величинах «поддерживающих» концентраций. По данным табл. 2 можно заметить, что изменения  $q_t$  для циклопов лучше отражают не изменения массы тела хищника, а отношение масс хищника и жертвы, или, другими словами, величины, обратной относительно размеру жертвы.

Рис. 3. Зависимость «поддерживающей» концентрации корма от отношения хищник/жертва при питании циклопов науплиями и инфузориями.

На оси ординат — «поддерживающая» концентрация корма, экз./л; на оси абсцисс — отношение массы тела хищника,  $W_1$ , к массе тела жертвы  $W_2$ , мг сырой массы. Масштаб логарифмический. 1 — науплии, 2 — инфузории.



Сопоставление результатов опытов с науплиями и инфузориями показало, что зависимость «поддерживающих» концентраций  $q_T$  (экз./л) этих двух типов жертв от отношения масс хищника и жертвы ( $w_1/w_2$ ) в диапазоне от 20 до 5000 ( $n = 11$ ,  $r = 0.982$ ) может быть удовлетворительно описана степенным уравнением (рис. 3)

$$\text{или} \quad \lg q_T = (1.612 \pm 0.986) + (1.105 \pm 0.112) \lg (w_1/w_2) \quad (1)$$

$$q_T = 40.91 (w_1/w_2)^{1.105} \quad (1a)$$

Найденная зависимость фактически подтверждает тот интуитивно очевидный факт, что чем меньше относительный размер жертвы, тем больше должна быть численность этих жертв в планктоне, чтобы хищник смог удовлетворить свои потребности в энергии на обмен.

Уравнение (1a) можно записать в виде

$$q'_T = 40.91 w_1^{1.105} w_2^{-0.105}, \quad (2)$$

где  $q'_T$  — «поддерживающая» концентрация жертв, выраженная в мг сырой массы/л. Из уравнения (2) следует, что параметр  $q_T$ , выраженный в единицах массы, очень слабо связан с размером жертвы. При уменьшении  $w_2$  в 2 раза  $q'_T$  возрастает всего на 7 %. Если учесть, что показатель степени достоверно не отличается от 1, для приближенных вычислений можно считать, что «поддерживающая» концентрация науплиев и инфузорий (мг/л) в среднем в 41 раз больше массы тела хищника (в мг сырой массы).

### Критическая концентрация пищи

Классические зависимости скорости питания хищных копепод от концентрации корма (со стабилизацией рациона на определенном уровне) в основном были получены в опытах, в которых кормом служили достаточно крупные жертвы — копеподитные стадии веслоногих и различные виды ветвистоусых рачков. Рассчитанные по этим данным величины критической концентрации пищи приведены в табл. 3. В таблицу не включены результаты экспериментов, в которых критическая концентрация определялась не по скорости питания, а по полученному методом  $^{14}\text{C}$  «индексу усвоения», поскольку этот показатель стабилизируется при иных концентрациях пищи, чем рацион (Маловицкая, Сорокин, 1961; Монаков, Сорокин, 1961).

Как следует из данных табл. 3, критическая концентрация пищи растет с увеличением массы тела питающегося животного от 0.36 (*Macrocyclops leuckarti*) до 20.3 (*Acanthocyclops vireidis* + *Macrocyclops albidus* + *M. fuscus*) мг/л. Малое число данных делает невозможным статистическую оценку характера этой зависимости, однако некоторые существенные черты изменения величин  $q_k$  можно отметить и по имеющимся данным. По урав-

Критическая концентрация пищи,  $q_k$ , мг сырой массы/л, хищных копепод

| Хищник                                                                                         | Жертва                                                | $w_1$ | $q_k$ | $q_t^*$ | Источник |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------|-------|---------|----------|
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>                                                                   | <i>Daphnia</i> + <i>Bosmina</i> +<br>+ <i>Cyclops</i> | 0.020 | 0.36  | 0.82    | 1        |
| <i>Acanthocyclops gigas</i>                                                                    | <i>Daphnia longispina</i>                             | 0.384 | 1.23  | 15.7    | 2        |
|                                                                                                | <i>Ceriodaphnia quadran-</i><br><i>gula</i>           | 0.384 | 1.66  | 15.7    | 2        |
| <i>Heterocope septentricornis</i>                                                              | <i>Mesocyclops cop. st.</i>                           | 0.384 | 2.23  | 15.7    | 2        |
|                                                                                                | Copepoda                                              | 0.517 | 5.4   | 21.4    | 3        |
| <i>Acanthocyclops viridis</i> +<br>+ <i>Macrocylops albi-</i><br><i>dus</i> + <i>M. fuscus</i> | <i>Daphnia longispina</i>                             | 0.772 | 20.3  | 31.5    | 4        |

Примечание. В графе «Источник» использованы публикации: 1 — Степанова, 1972; 2 — Крылов, 1983; 3 — Dodson, 1975; 4 — Шушкина, Печень, 1964.  $w_1$  — масса тела хищника, мг сырой массы;  $q_t^*$  — «поддерживающая» концентрация пищи, мг сырой массы/л.

нению (2) можно рассчитать «поддерживающие» концентрации корма для хищных копепод, питающихся науплиями и инфузориями. Результаты такого расчета приведены в табл. 3 ( $q_t^*$ ). Очевидно, что критические концентрации пищи должны быть выше «поддерживающих», а величины  $q_k$ , рассчитанные на основе данных по питанию копеподами и кладоцерами, во всех случаях ниже  $q_t^*$ . Это свидетельствует о том, что при питании более крупными жертвами циклопам для достижения максимального рациона требуется меньшая (в единицах массы) концентрация корма. А это в свою очередь указывает на большую эффективность потребления хищниками относительно крупных жертв.

В опытах по питанию *Acanthocyclops gigas* тремя видами жертв (Крылов, 1983) было показано, что чем крупнее жертва, тем меньше критическая концентрация пищи (выраженная как в единицах численности, так и в единицах биомассы корма). В цитированной работе Шушкиной и Клековского (1968) рацион циклопа *Macrocylops albidus* (0.044 мг), питавшегося инфузориями *Paramecium aurelia*, достигал максимального значения при концентрации инфузорий 4 мг/л. Это существенно выше, чем критическая концентрация более крупных жертв в экспериментах с *Macrocylops leuckarti* (0.020 мг) и даже с *A. gigas* (0.384 мг) (табл. 3). Оба отмеченных случая показывают, что на величину критической концентрации может оказывать сильное влияние не только размер хищника, но и размер жертвы.

Т. И. Добрынина (1980) приводит зависимости скорости питания циклопов *Cyclops vicinus* и *Eucyclops serrulatus* от концентрации жертв — кладоцер *Polyphemus pediculus* (длина тела 1 мм). В этом случае масса тела жертвы (0.45 мг) в несколько раз превышала массу тела хищников (0.07 и 0.08 мг). Критические концентрации жертв в этих экспериментах оказались равными 8.5—9.0 мг/л. Исходя из данных табл. 3, эти величины выше ожидаемых для циклопов такого размера. На основании этих

данных можно предположить, что увеличение относительного размера жертвы лишь в определенных пределах приводит к снижению  $q_k$ . При питании слишком крупным кормом, как и при питании мелким, критическая концентрация пищи возрастает.

Анализ рассмотренных данных позволяет сделать вывод, что на величину критической концентрации пищи для копепод, как и на величину «поддерживающей» концентрации, сильное влияние должны оказывать размеры (масса тела) хищника и жертвы. Однако небольшой объем имеющихся экспериментальных материалов не дает возможности детально рассмотреть зависимость величины  $q_k$  от этих факторов. Можно предположить, что с увеличением относительного размера жертвы  $q_k$  снижается. После того как масса тела жертвы достигнет определенного значения (близкого или превосходящего массу хищника),  $q_k$  снова возрастает.

### Обсуждение

Представление об определяющем значении относительных размеров пищевых организмов в пищевом поведении животных нельзя назвать новым. В 1955 г. В. С. Ивлев писал, что «даже один признак, например размер жертвы, является признаком, реализуемым в процессе элективного потребления не по своей абсолютной величине, но лишь как некоторое соотношение размеров хищника и данных пищевых объектов» (цит. по: Ивлев, 1977). В последние годы отношение масс тела хищника и жертвы стало часто использоваться при анализе питания водных организмов (Арашкевич, Пастернак, 1984; Nahm, Langton, 1984). Рассмотренные нами данные по питанию циклопов свидетельствуют о том, что использование этого соотношения при изучении питания хищного зоопланктона может оказаться весьма плодотворным.

На пресноводных ветвистоусых ракообразных и морских веслоногих фитофагах было показано, что с увеличением размеров питающихся животных «поддерживающая» и критическая концентрации корма (выраженные в единицах массы или углеродных единицах) возрастали. Рассмотренные нами данные по питанию хищных копепод в целом согласуются с этим. Однако связь  $q_T$  с  $w_1$  у хищников оказалась гораздо более сильно выраженной, чем у копепод-фильтраторов, для которых показатель степени при  $w$  в уравнениях, аналогичных уравнению (2), был равен  $0.25 \div 0.27$  (Грузов, Волошина, 1976; Дриц, Семенова, 1984). Достаточно слабая связь между «поддерживающей» концентрацией фитопланктона (мгС/л) и длиной дафний была получена и Лампертом (Lampert, 1977). Пока без дополнительных исследований трудно сказать, является ли более сильно выраженная зависимость  $q_T$  для копепод-зоофагов от их массы (показатель степени в уравнениях (1) и (2) 1.105) следствием хищного типа питания (охоты) или каких-то других причин.

Из приведенных данных следует, что при высоких значениях отношения  $w_1/w_2$  (т. е. для крупного хищника и мелкой жертвы) концентрации корма, при которых могут быть удовлетворены потребности рачков в энергии на обмен, должны быть очень высоки, достигая 7 тыс. науплиев и почти 1 млн. инфузорий в литре воды. Численность этих групп животных в открытой части озер умеренной зоны обычно не достигает таких величин (Многолетние показатели. ., 1973; Небрат, 1975). Расчеты показали, что даже сравнительно мелкие *Macroscyclops leuckarti* и *Cyclops abyssorum* в одной из губ зал. Большое Онего (Онежское озеро) не способны целиком удовлетворить свои пищевые потребности, питаясь микрозоопланктоном (Крылов, 1982). По-видимому, только тогда, когда мелкий зоопланктон достигает особенно сильного развития (например, в прибрежье водоема или в прудах), он может становиться основным кормовым ресурсом циклопов (Монаков, Сорокин, 1971; Корниенко, 1976).

Рассматривая связь критической и «поддерживающей» концентраций корма с размерами питающихся животных и их пищевых объектов, следует помнить, что на величины  $q_k$  и  $q_r$  могут влиять также факторы, не зависящие от массы тела. К ним относятся форма и вид пищевых объектов (Грузов, Волошина, 1976; Lampert, 1977), температура воды (Lampert, 1977; Трубецкова, 1982), а также, по-видимому, иные факторы, воздействующие на скорость питания хищных копепод: физиологическое состояние хищника (Алексеев, Крылов, 1981), разная доступность одно-размерных жертв (Li, Li, 1979) и др.

В заключение следует подчеркнуть, что изученность закономерностей питания хищного зоопланктона, в частности зависимости рационов от концентрации пищи, остается недостаточной. Поэтому экспериментальное исследование таких зависимостей для разных пар хищник—жертва в широком диапазоне условий внешней среды остается насущной задачей. Ее решение может дать ключ к пониманию проблемы обеспеченности пищей популяций планктонных животных в природных условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. Р., Крылов П. И. Влияние физиологического состояния циклопов на скорость их питания // Оценка кормовой базы озер в связи с рыбохозяйственными мероприятиями. Л., 1981. С. 130—134. (Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ; Вып. 161).

Арашкевич Е. Г., Дриц А. В. Влияние размера пищевых частиц на параметры зависимости скорости потребления от концентрации пищи у копепод-фитофагов рода *Calanus* // Океанология. 1984. Т. 24, № 4. С. 677—683.

Арашкевич Е. Г., Пастернак А. Ф. Размерный состав пищи представителей различных трофических групп зоопланктона восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана. М., 1984. С. 247—256.

Богатова И. Б. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* Fisch и *Cyclops viridis* Jurine // Тр. Саратов. отд-ния Касп. фил. ВНИРО. 1951. Т. 1. С. 163—176.

Винберг Г. Г., Анисимов С. И. Математическая модель водной экосистемы // Фотосинтез систем высокой продуктивности. М., 1966. С. 213—223.

Грузов Л. Н. «Поддерживающая» концентрация корма и возможность ее расчета по эколого-физиологическим показателям некоторых видов сем. *Calanidae* (Copepoda) // Океанология. 1986. Т. 26, № 5. С. 824—830.

**Грузов Л. Н., Волошина Г. В.** О механизме, регулирующем потребление пищи у морских веслоногих рачков // *Океанология*. 1976. Т. 16, № 5. С. 868—875.

**Гутельмахер Б. Л., Алимов А. Ф.** Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // *Общие основы изучения водных экосистем*. Л., 1979. С. 57—78.

**Добрынина Т. И.** Особенности питания *Cyclops vicinus* Uljan. и *Eucyclops serrulatus* Fisch. (Copepoda, Cyclopidae) // *Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*. 1980. Вып. 44. С. 72—79.

**Дриц А. В.** Особенности питания представителей различных трофических групп зоопланктона: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1982. 24 с.

**Дриц А. В., Семенова Т. Н.** Экспериментальное исследование питания *Oithona similis* Claus // *Океанология*. 1984. Т. 24, № 6. С. 1003—1008.

**Иванова М. Б., Гутельмахер Б. Л.** Влияние хищных циклопов (*Cyclops vicinus* Uljanin) на формирование зоопланктонного комплекса // *Докл. АН СССР*. 1977. Т. 234, № 5. С. 1226—1229.

**Ивлев В. С.** Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977. 272 с.

**Корниенко Г. С.** Роль инфузорий в питании *Acanthocyclops vernalis* Fisch. и *Cyclops vicinus* Uljan. // *Гидробиол. журн.* 1976. Т. 12, № 6. С. 73—76.

**Крылов П. И.** Питание циклопов *Cyclops abyssorum* Sars и *Mesocyclops leuckarti* Claus Онежского озера науплиями копепоид // *Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего*. Л., 1982. С. 155—160.

**Крылов П. И.** Сезонная динамика и питание циклопа *Acanthocyclops gigas* планктонными ракообразными в озере Щучье (Бурятская АССР) // *Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов*. Л., 1983. С. 99—111.

**Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И.** Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (Crustacea, Copepoda) с помощью  $C^{14}$  // *Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР*. 1961. Вып. 4 (7). С. 262—272.

**Меншуткин В. В.** Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., 1971. 196 с.

**Многолетние** показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. 208 с.

**Монаков А. В., Сорокин Ю. И.** Количественные данные о питании дафний // *Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР*. 1961. Вып. 4(7). С. 251—261.

**Монаков А. В., Сорокин Ю. И.** Роль инфузорий и бактерий в питании циклопид Рыбинского водохранилища // *Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР*. 1971. Вып. 22 (25). С. 37—42.

**Небрат А. А.** Динамика численности и биомассы планктонных инфузорий открытых зон Кременчугского водохранилища, их продукция и роль в деструкции органического вещества // *Гидробиол. журн.* 1975. Т. 11, № 2. С. 18—27.

**Павловская Т. В., Печень Г. А.** Инфузории как пища для некоторых массовых видов морских планктонных животных // *Зоол. журн.* 1971. Т. 50, вып. 5. С. 633—640.

**Сорокин Ю. И., Панов Д. А.** Экспериментальное определение пищевых потребностей личинок и молоди толстолобика при помощи  $C^{14}$  // *Докл. АН СССР*. 1968. Т. 182, № 1. С. 208—210.

**Степанова Л. А.** Рационы питания популяций *Mesocyclops leuckarti* (Claus) и *Leptodora kindtii* (Focke) озера Ильмень // *Гидробиол. журн.* 1972. Т. 8, № 3. С. 90—92.

**Сушня Л. М.** Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 195 с.

**Сушня Л. М.** Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 207 с.

**Сушня Л. М., Трубецкова И. Л.** Скорость питания *Daphnia magna* Straus при длительной акклимации к различной температуре // *Журн. общ. биологии*. 1981. Т. 42, № 5. С. 669—672.

**Трубецкова И. Л.** Температурная зависимость фильтрационного питания ветвистоусых ракообразных (на примере дафний): Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1982. 24 с.

**Умнов А. А.** Математическая модель биологического круговорота в озерной экосистеме // *Гидробиол. журн.* 1972. Т. 8, № 5. С. 5—13.

**Шушкина Э. А., Клековский Р. А.** Зависимость питания, роста, обмена *Mesocyclops albidus* Yur. (Copepoda) от пищевых условий и реальная продукция зоопланктона в озерах разного типа // *Зоол. журн.* 1968. Т. 47, вып. 4. С. 525—533.



Шушкина Э. А., Печень Г. А. Рационы питания и усвоения пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964. С. 312—322.

Dodson S. I. Predation rates of zooplankton in arctic ponds // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 3. p. 426—433.

Frost B. W. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus* // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 2. P. 263—266.

Hahn W., Langton R. Prey selection based on predator/prey weight ratios for some northwest Atlantic fish // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 19, N 1—2. P. 1—5.

Lampert W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. IV Determination of the «threshold» concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species // Arch. Hydrobiol. 1977. Suppl. 48, N 3—4. P. 361—368.

Li J., Li H. Species-specific factors affecting predator—prey interactions of the copepod *Acanthocyclops vernalis* with its natural prey // Limnol. and Oceanogr. 1979. Vol. 24, N 4. P. 613—626.

Parsons T. R., LeBrasseur R. I., Fulton I. D. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on cell size and concentration of phytoplankton blooms // J. Oceanogr. Soc. Japan. 1967. Vol. 23, N 1. P. 10—17

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОЛИГОХЕТ НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОКАЛОРИЙНОГО КОРМА

Н. П. Финогенова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Рост олигохет в количественном аспекте почти не исследован. В некоторых работах, правда, приводятся кривые роста отдельных видов. Однако они, как правило, выполнены в мелком масштабе, не сопровождаются первичным цифровым материалом или какими-либо количественными характеристиками роста. Часто при этом неполно описаны условия роста. Такие материалы мало пригодны для сравнительных целей. Лишь в немногих работах сделаны попытки количественного описания роста этих животных или приведены данные, достаточные для расчета некоторых показателей роста в определенных условиях (Ивлев, 1938; Ивлева, 1953; Камлюк, Бычковская, 1973; Финогенова, 1981, 1984; Барышев, 1982; Ladle, Bird, 1984).

Изучая рост тубифицид *Tubifex tubifex* (Müller) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.<sup>1</sup> на высокопитательном корме, я столкнулась с фактом невозможности описания роста этих видов одной функцией на протяжении всего онтогенеза. При внешнем сходстве

Данные по росту *L. hoffmeisteri* любезно переданы мне Т. М. Лобашевой, которой я приношу свою благодарность.



экспериментальных кривых с кривой, описываемой уравнением Берталанфи, начальные точки не соответствовали этому уравнению. Поскольку уже обращалось внимание на то, что рост животных на начальных этапах может быть экспоненциальным (Винберг, 1968; 1975, 1984; Брегман, 1971), я попыталась применить эту функцию для описания начального отрезка наших экспериментальных кривых.

В настоящей работе я и коснусь в основном обсуждения этого небольшого, но важного периода роста олигохет. Отмечу только, что последующий рост тубифекса и лимнодрила с большой точностью передается уравнением Берталанфи в общем виде (эти данные будут рассмотрены в другой статье). Кроме собственных материалов были привлечены также данные И. В. Ивлевой (1953) по росту энхитреиды *Enchytraeus albidus* Henle.

Условия содержания *T. tubifex* и *L. hoffmeisteri* в эксперименте были следующими. Новорожденные животные по 20—60 экз. помещались в чашки Петри с глиной, используемой как субстрат, активным илом, служащим кормом, и небольшим слоем воды. В ряде опытов в качестве корма использовался природный ил, по составу мало отличающийся от активного ила. Он был взят в зоне влияния сточных вод в Невской губе и оказался очень бедным по содержанию органического вещества. Через 5—10, 15 сут содержимое опытных сосудов промывалось через газ № 55. Черви извлекались и переносились с помощью пипетки на небольшой кусок газа, под который подкладывалась фильтровальная бумага для обсушивания. При таком способе обсушивания черви не касались фильтровальной бумаги и не повреждались. Затем газ с червями взвешивался с точностью до 0.005 мг. После этого черви осторожно помещались в чашку Петри со свежим грунтом и водой для продолжения эксперимента, газ вторично взвешивался. Отрицательное воздействие на червей условий опыта или манипуляций со взвешиванием не было отмечено. Гибели червей практически не наблюдалось, рост же особей в одной чашке был на этом этапе равномерным. Различия в массе отдельных особей группы не превышали 1.06—1.08, редко 1.2 раза. Все опыты проводились при средней температуре 20.4 °С. Корм червям задавался в избытке. Активный ил брали по мере надобности на станции аэрации и держали в холодильнике. Калорийность его составляла 2.85, природного ила — 0.028 кал/мг сухого вещества. Возникающая на поверхности опытных сосудов бактериальная пленка при сильном ее развитии удалялась. Энхитреи (в количестве 50 экз. предварительно взвешенных новорожденных червей) содержались в бактериальных чашках в земле с добавлением в избытке корма в виде картофельного пюре при температуре 18—20 °С (Ивлева, 1953). Калорийность картофельного пюре составляла 3.81 кал/мг сухого вещества (Ивлева, 1961).

Результаты опытов приведены в табл. 1—2. Из табл. 1 легко рассчитать, что для *T. tubifex* удельная скорость роста на активном иле в первые 15 сут жизни закономерно колебалась от 0.249 до

Т а б л и ц а 1

Рост *Tubifex tubifex* (I) и *Limnodrilus hoffmeisteri* (II) на активном иле в первые 15—20 сут после выхода из коконов

| Возраст, сут | w, масса, мг |           | Возраст, сут | w, масса, мг |       |
|--------------|--------------|-----------|--------------|--------------|-------|
|              | I            | II        |              | I            | II    |
| 0            | 0.046—0.058  | 0.05—0.06 | 10           | 0.781        | —     |
| 5            | 0.16         | 0.094     |              | 0.849        | —     |
|              | 0.171        | 0.104     | 14           | 1.677        | —     |
|              | 0.176        | —         |              | 2.608        | —     |
|              | 0.178        | —         | 15           | 2.167        | 0.69  |
|              | 0.182        | —         |              | 2.782        | 0.914 |
| 10           | 0.56         | 0.345     |              | 3.016        | 0.916 |
|              | 0.57         | 0.406     |              | 3.16         | 1.315 |
|              | 0.625        | 0.477     | 20           | —            | 2.081 |
|              | 0.769        | —         |              | —            | 2.367 |

Т а б л и ц а 2

Удельная скорость роста,  $C_w$ , сут<sup>-1</sup>, *Enchytraeus albidus* (по данным Ивлевой, 1953)

| $t_2-t_1$ , сут | $C_w$ |       |       |       |       |       |       |
|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                 | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     |
| 1—4             | —     | —     | 0.536 | 0.327 | —     | —     | —     |
| 1—6             | —     | —     | —     | —     | 0.389 | 0.308 | 0.497 |
| 4—7             | —     | —     | 0.377 | —     | —     | —     | —     |
| 4—11            | —     | —     | —     | 0.346 | —     | —     | —     |
| 5—8             | 0.24  | 0.143 | —     | —     | —     | —     | —     |
| 6—11            | —     | —     | —     | —     | 0.419 | 0.374 | 0.353 |
| 7—10            | —     | —     | 0.262 | —     | —     | —     | —     |
| 8—11            | —     | 0.241 | —     | —     | —     | —     | —     |
| 8—15            | 0.264 | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| 10—15           | —     | —     | 0.293 | —     | —     | —     | —     |
| 11—14           | —     | 0.204 | —     | —     | —     | —     | —     |
| 11—17           | —     | —     | —     | 0.229 | 0.268 | —     | 0.255 |
| 11—18           | —     | —     | —     | —     | —     | 0.188 | —     |
| 14—17           | —     | 0.172 | —     | —     | —     | —     | —     |
| 15—18           | 0.102 | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| 15—24           | —     | —     | 0.116 | —     | —     | —     | —     |
| 17—24           | —     | 0.058 | —     | 0.112 | 0.097 | —     | 0.102 |

П р и м е ч а н и е.  $t_1$  — начальный,  $t_2$  — конечный возраст энхитрея.

Т а б л и ц а 3

Параметры экспоненциальной функции, описывающей рост 3 видов олигохет в первые 15—20 сут после выхода из кокона

| Вид                             | $w_0$  | $C_w$ | $M_{w_0}$ | $M_{C_w}$ | $t$ | $r$  | $n$ |
|---------------------------------|--------|-------|-----------|-----------|-----|------|-----|
| <i>Tubifex tubifex</i>          | 0.0436 | 0.276 | 0.0086    | 0.018     | 15  | 0.99 | 19  |
| <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> | 0.0481 | 0.196 | 0.0156    | 0.025     | 20  | 0.98 | 12  |
| <i>Enchytraeus albidus</i>      | 0.0175 | 0.36  | 0.0078    | 0.05      | 15  | 0.95 | 24  |

П р и м е ч а н и е.  $M_{w_0}$  и  $M_{C_w}$  — ошибки значений коэффициентов  $w_0$  и  $C_w$ ,  $t$  — время, сут,  $r$  — коэффициент корреляции,  $n$  — число точек.

0.292 сут<sup>-1</sup>, а для *L. hoffmeisteri* в течение 20 сут после выхода из кокона была близка к 0.17—0.19 сут<sup>-1</sup>. В дальнейшем удельная скорость роста и тубифекса, и лимнодрила не оставалась постоянной, а снижалась соответственно S-образному типу роста, наблюдаемому с этого времени. Важно отметить, что именно в возрасте 15 сут у тубифекса и 20 сут у лимнодрила были впервые замечены зачатки полового аппарата. Значит, снижение скорости их роста связано с процессом созревания. Для энхитрея снижение удельной скорости роста наблюдалось примерно с возраста 15 сут. До этого времени, несмотря на большой разброс данных разных серий, в пределах каждой серии отмечены незакономерные колебания ее величины (табл. 2). Рост этих 3 видов в первые 15—20 сут при питании высококалорийным кормом может быть аппроксимирован уравнением экспоненциальной функции (рис. 1—3)

$$\omega_t = \omega_0 l C_{\omega}^t,$$

где  $\omega_0$  — начальная,  $\omega_t$  — ко времени  $t$  масса животного, мг;  $C_{\omega}$  — удельная скорость роста, сут<sup>-1</sup>;  $t$  — время, сут. Параметры этого уравнения для каждого исследованного вида приведены в табл. 3.

Высокая скорость роста червей, кроме того, сопровождалась ускоренным их развитием и созреванием. В условиях опытов на активном иле *T. tubifex* откладывал первые коконы в возрасте 30 сут, *L. hoffmeisteri* — 35 сут. *E. albidus* начинал размножаться в возрасте 20—22 сут. К сожалению, в литературе почти нет сведений о длительности развития олигохет до достижения зрелости. По данным Кошорек (Kosiorek, 1974), Т. Л. Поддубной (1976), Ш. К. Курмангалиевой (1981), я рассчитала, что развитие тубифекса в культуре при температуре 20 °С (принимая  $Q_{10} = 2.25$ ) длится 55—62 сут. Такая продолжительность развития оказалась в 2 раза больше, чем в наших опытах. Однако в природе высокий

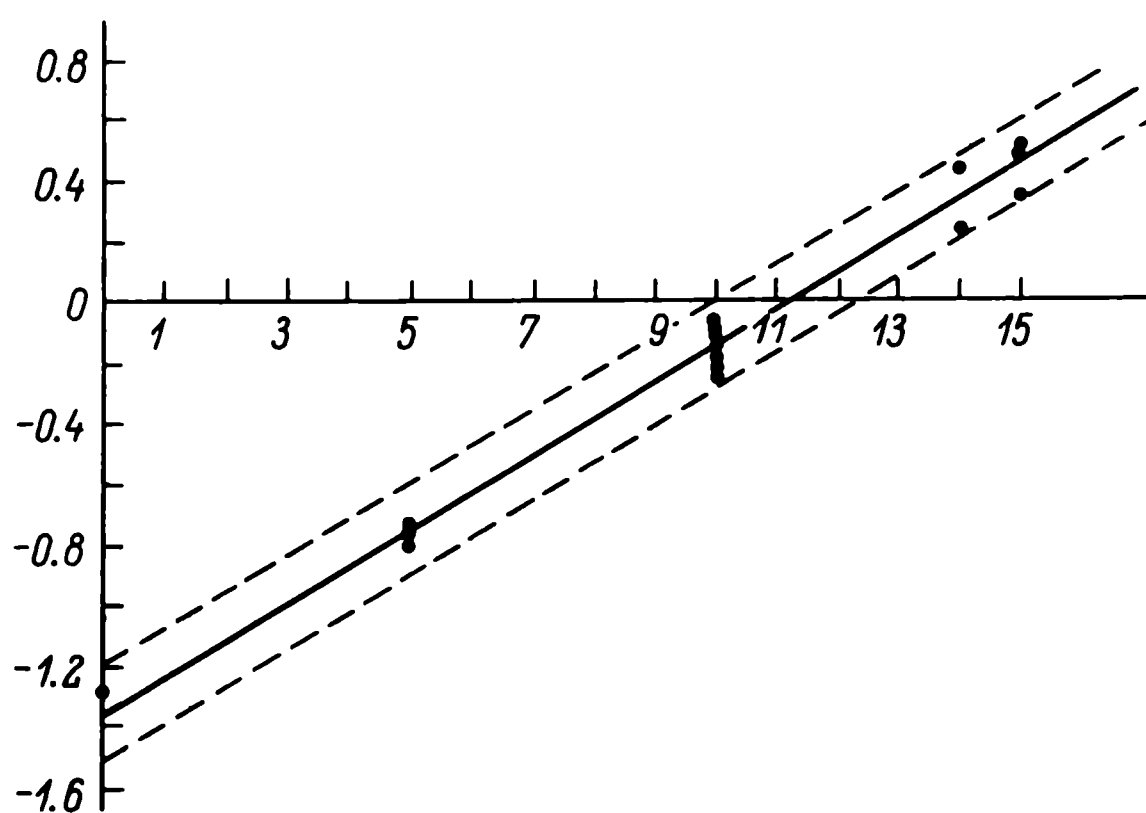


Рис. 1. Зависимость массы *Tubifex tubifex* от времени.

На оси абсцисс — время, сут; на оси ординат — логарифм массы, мг. Прерывистые линии — доверительные интервалы,  $p=0.95$ .

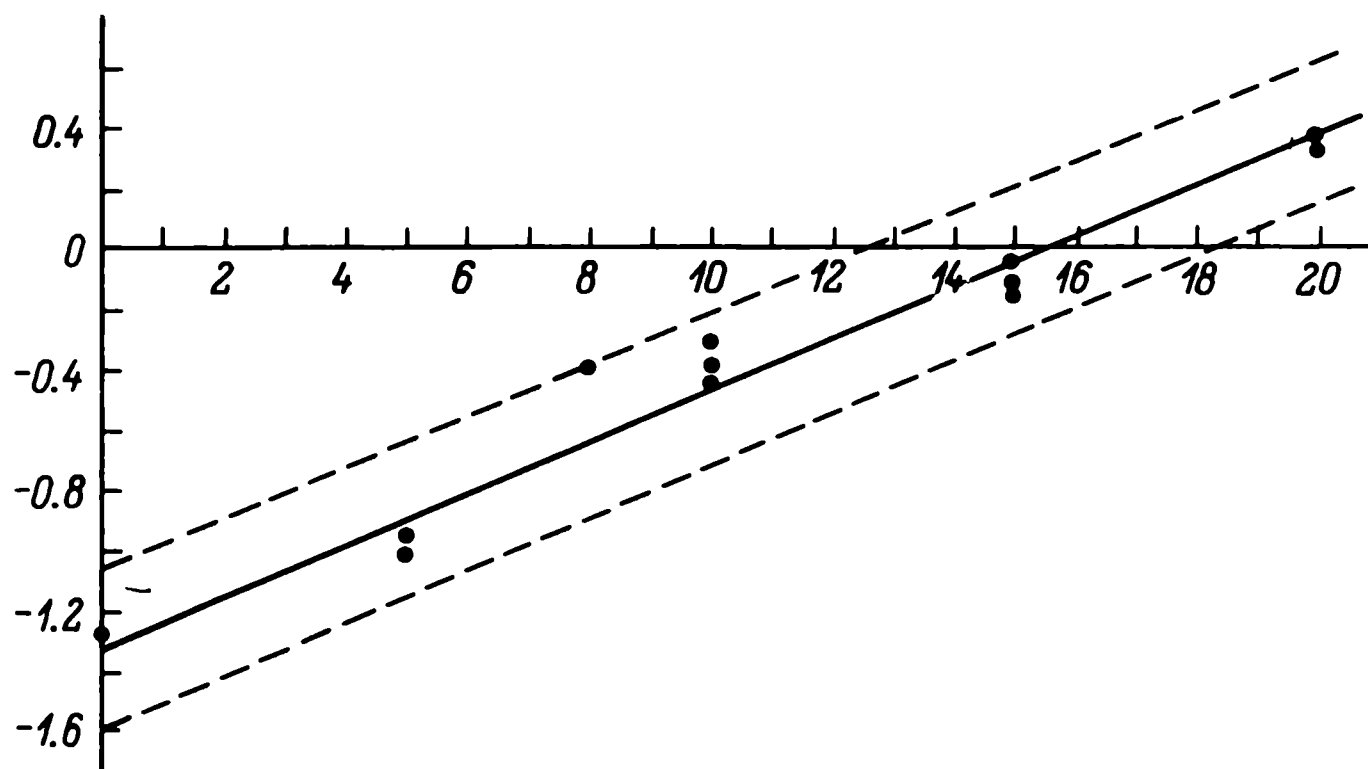


Рис. 2. Зависимость массы *Limnodrilus hoffmeisteri* от времени.

На оси абсцисс — время, сут; на оси ординат — логарифм массы, мг. Прерывистые линии — как на рис. 1.

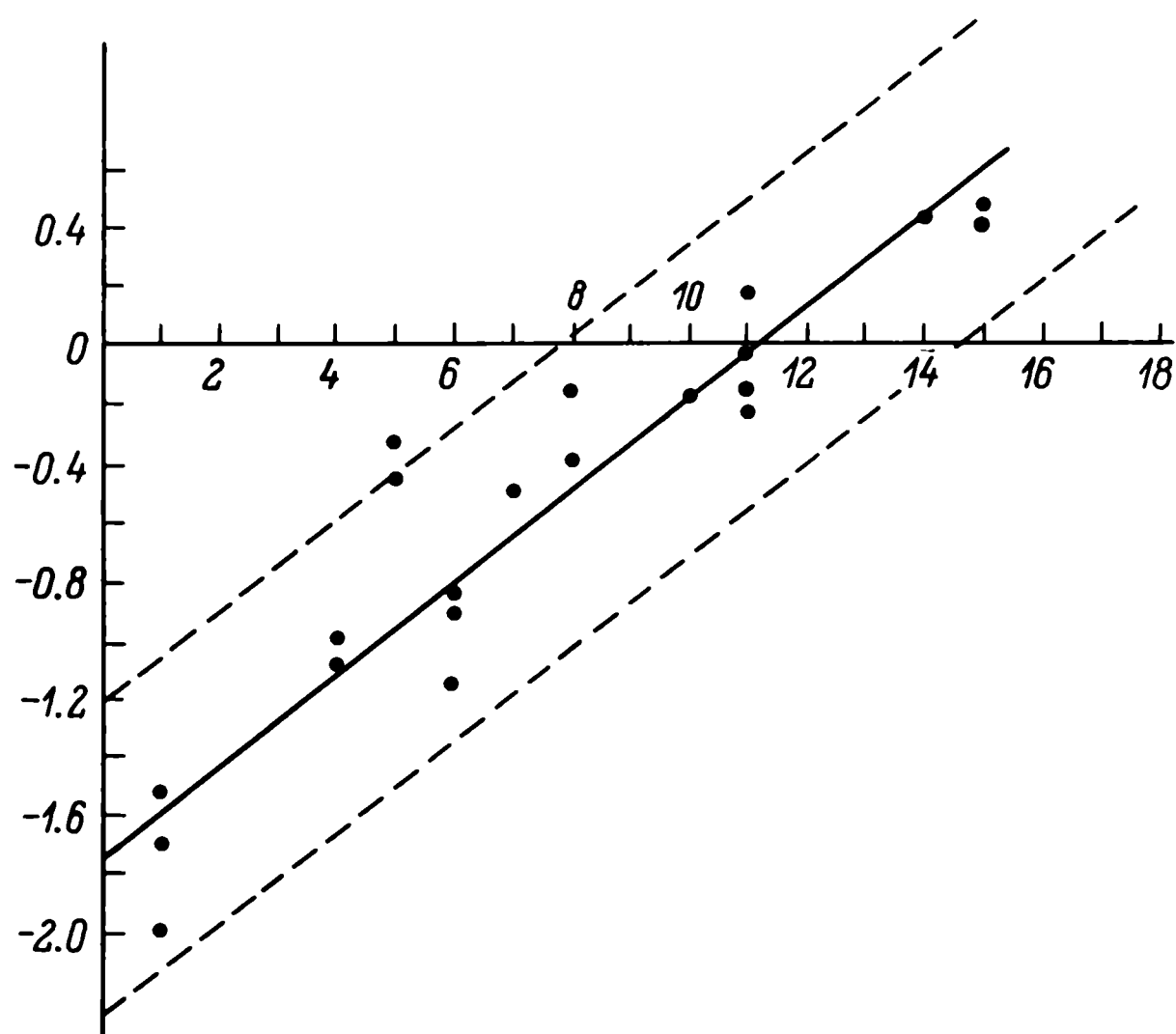


Рис. 3. Зависимость массы *Enchytraeus albidus* от времени.

На оси абсцисс — время, сут; на оси ординат — логарифм массы, мг. Прерывистые линии — как на рис. 1.

темп роста, аналогичный отмеченному на активном иле, реален. По наблюдениям М. М. Соловьева (1922) за *T. tubifex* в пруду, в который внезапно стала поступать сточная жидкость, для его созревания потребовалось также около 30 сут (вторая половина мая—июнь; указана температура воды в конце мая — 18°C). В результате последующего активного размножения на фоне высокого соматического роста особей создалась колоссальная числен-

ность этого вида, и в зоне развития тубифицид исчезли другие виды макробентоса.

Несомненно, трофические условия наряду с температурой имеют основное значение для роста и развития исследованных видов олигохет. По результатам нескольких опытов содержания *T. tubifex* на природном иле, бедном органическими веществами, довольно высокая удельная скорость роста (15 % в сутки) сохранялась только в первые несколько суток жизни. Затем она резко уменьшалась и оставалась на низком уровне. Это приводило к медленному приращению массы животных и замедлению постэмбрионального развития. В таких условиях тубифекс не достиг половозрелости даже в возрасте 70 сут.

Таким образом, изученные виды олигохет обладают высокими потенциальными возможностями роста, которые могут быть реализованы в условиях достаточного количества питательного корма. Вероятно, эта особенность биологии отчасти объясняет экспансию тубифекса и лимнодрила в водоемах, загрязненных сточными водами, богатыми легкоокисляемыми органическими веществами.

## ЛИТЕРАТУРА

**Барышева И. Н.** Рост и развитие *Limnodrilus udekemianus* Clap. в лабораторных условиях // Гидробионты в загрязненной среде. Фрунзе, 1982. С. 50—55.

**Брегман Ю. Э.** Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 10. С. 1530—1538.

**Винберг Г. Г.** Общие закономерности роста животных // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. С. 45—59.

**Винберг Г. Г.** Взаимосвязь роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. С. 7—25.

**Винберг Г. Г.** Некоторые необходимые уточнения приемов изучения роста животных // Гидробиол. журн. 1984. Т. 20, № 6. С. 3—10.

**Ивлев В. С.** О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47, № 4. С. 267—277.

**Ивлева И. В.** Рост и размножение горшечного червя (*Enchytraeus albidus* Henle) // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 3. С. 394—404.

**Ивлева И. В.** Вопросы питания белого энхитрея (*Enchytraeus albidus* Henle) при его культивировании // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 51. С. 96—117.

**Камлюк Л. В., Бычкова С. А.** Количественное развитие, рост и продукция *Limnodrilus udekemianus* Clap. (Tubificidae, Oligochaeta) в литорали оз. Нарочь // Лимнология Северо-запада СССР. Таллин, 1973. № 2. С. 15—18.

**Курмангалиева Ш. Г.** К биологии олигохеты *Tubifex tubifex* (Müller) // Изв. АН КазССР. 1981. № 1. С. 74—75.

**Поддубная Т. Л.** Особенности биологии и продукция *Tubifex tubifex* (Müller) в загрязненном участке притока Рыбинского водохранилища // Биологические производственные процессы в бассейне Волги. Л., 1976. С. 119—127.

**Соловьев М. М.** О роли *Tubifex tubifex* в сапробных илах // Изв. сапропелевого комитета. 1922. С. 111—144.

**Финогенова Н. П.** Рост *Stylaria lacustris* (L.) (Oligochaeta, Naididae) // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 125—130.

**Финогенова Н. П.** (Finogenova N. P.). Growth of *Stylaria lacustris* (L.) (Oligochaeta, Naididae) // Hydrobiologia. 1984. Vol. 115. P. 105—107.

**Kosiorek D.** Development cycle of *Tubifex tubifex* Müller in experimental culture // Pol. Arch. Hydrobiol. 1974. Vol. 21, N 3—4. P. 411—422.

**Ladle M., Bird G. J.** The biology of *Psammoryctides barbatus* (Grube) in English chalk streams // Hydrobiologia. 1984. Vol. 115. P. 113—119.

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                                                                                     |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие                                                                                                                                                                                         | 3   |
| Винберг Г. Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры                                                                                                                        | 5   |
| Иванова М. Б. Изучение воздействия абиотических факторов среды на развитие гидробионтов в озерах и значение сравнительно-лимнологических исследований                                               | 35  |
| Бульон В. В. Первичная продукция планктона и классификация озер                                                                                                                                     | 45  |
| Абакумов В. А. Продукционные аспекты биомониторинга пресноводных экосистем                                                                                                                          | 51  |
| Гутельмахер Б. Л. Понимание комплексности гидробиологических исследований                                                                                                                           | 61  |
| Лебедев Ю. М. Свет как фактор среды, контролирующий развитие водорослей в водных экосистемах                                                                                                        | 69  |
| Парпаров А. С. Продукционные характеристики фитопланктона оз. Севан и их связь с процессами поглощения кислорода в гипolimнионе                                                                     | 82  |
| Гигиняк Ю. Г. Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов                                                                          | 91  |
| Михеева Т. М. Величины индекса Стокнера для современной планктонной и ископаемой диатомовой флоры озер разного трофического статуса и их пригодность в качестве индикаторов эвтрофирования водоемов | 98  |
| Остапеня А. П. Соотношение между взвешенным и растворенным органическим веществом в водоемах разного типа                                                                                           | 109 |
| Потаенко Ю. С. Основные итоги микробиологических исследований на озерах Белоруссии                                                                                                                  | 116 |
| Инкина Г. А. Бактерии, ассоциированные с частицами взвеси, и бактериальные микроколонии в воде озер                                                                                                 | 126 |
| Павлютин А. П. О трофической роли детрита (краткий обзор)                                                                                                                                           | 136 |
| Печень-Финенко Г. А. Пищевая ценность детрита для морских планктонных животных                                                                                                                      | 142 |
| Умнов А. А. Метод оценки интенсивности потребления фосфора планктоном                                                                                                                               | 152 |
| Галковская Г. А. Обеспеченность пищей как регулятор скорости питания и продуцирования коловраток                                                                                                    | 157 |
| Камлюк Л. В. Реакция сообщества зоопланктона на интенсификацию карповых прудов Белорусской ССР                                                                                                      | 173 |
| Крючкова Н. М. Структура сообщества зоопланктона в водоемах разного типа                                                                                                                            | 184 |
| Голубков С. М. Динамика индивидуальной продукции и типы роста у беспозвоночных животных                                                                                                             | 199 |
| Хлебович Т. В. Скорость потребления кислорода простейшими                                                                                                                                           | 212 |
| Крылов П. И. Критическая и «поддерживающая» концентрации пищи пресноводных хищных копепод                                                                                                           | 223 |
| Финогенова Н. П. Особенности роста некоторых видов олигохет на начальном этапе в условиях высококалорийного корма                                                                                   | 233 |

**ПРОДУКЦИОННО-ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

*Утверждено к печати  
Зоологическим институтом Академии наук СССР*

Редактор издательства Е. И. В а с ь к о в с к а я  
Художник И. П. К р е м л е в  
Технический редактор Н. А. К р у г л и к о в а  
Корректоры С. В. Д о б р я н с к а я, И. А. К о р з и н и н а  
и С. И. С е м и г л а з о в а

ИБ № 32985

Сдано в набор 16.01.87. Подписано к печати 23.06.87.  
М-17191. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага № 1. Гарни-  
тура литературная. Фотонабор. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 15.50. Усл. кр.-отт. 15.50. Уч.-изд.  
л. 18.58. Тираж 1050. Тип. зак. 1185. Цена 3 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство «Наука». Ленинградское отделение.  
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1

Ордена Трудового Красного Знамени  
Первая типография издательства «Наука».  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12



УДК 574/578 578.087.1

**Винберг Г. Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 5—34.

Биологический смысл и экологическое значение имеют только те математические формулировки зависимости скорости развития от температуры среды, в основе которых лежат данные, относящиеся к температурам, не выходящим за пределы толерантных для данного объекта, и полученные в условиях полной акклимации к температуре опыта при устранении возможности влияния сопутствующих температуре факторов. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры графически выражается сигмоидальной кривой. Средний ее участок, приходящийся на близкие к оптимальным температуры, может быть хорошо аппроксимирован прямой, которая должна служить для определения температуры биологического нуля, характерной для данного объекта. В зоне средних толерантных температур применимо правило сумм температур. Сопоставление с температурным коэффициентом скорости энергетического обмена веществ ( $Q_{10} = 2.25$ ) приводит к выводу, что оптимальные условия для развития достигаются при эффективной температуре, близкой к  $12.5^{\circ}\text{C}$ . Библиогр. 61 назв. Ил. 12.

УДК 577.472

**Иванова М. Б. Изучение воздействия абиотических факторов среды на развитие гидробионтов в озерах и значение сравнительно-лимнологических исследований //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 35—44.

На примере связи развития зоопланктона и условий питания в озерах разного типа доказывается отсутствие линейной зависимости между биомассой гидробионтов и значением отдельно взятых абиотических факторов. Рассматриваются множественные корреляции между биомассой гидробионтов и совокупностью условий их обитания (средняя глубина озер, прозрачность, летняя температура воды, pH, общая минерализация и т. д.). Обсуждается место сравнительно-лимнологических исследований при изучении продуктивности водоемов. Библиогр. 41 назв. Ил. 5. Табл. 1.

УДК 581.132

**Булъон В. В. Первичная продукция планктона и классификация озер //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука. 1987. С. 45—51.

В качестве основополагающего критерия трофности водоемов предлагается использовать содержание хлорофилла  $a$  в планктоне. Полагая, что крайние значения  $C_{\text{хл}}$  для всех вод мира составляют 0.01 и 1000 мкг/л, индекс трофического статуса (ИТС) на шкале от 0 до 100 можно оценить по уравнению:  $\text{ИТС} = 20 (2 + \lg C_{\text{хл}})$ . При одной и той же скорости фотосинтеза в единице объема воды уровень первичной продукции под  $1 \text{ м}^2$  варьирует в зависимости от соотношения в сестоне аллохтонных и автохтонных веществ планктона и суспензированных иловых частиц и от степени окрашенности воды. Поэтому невозможно разработать единую для всех регионов мира классификацию вод, в которой совпадали бы концентрационные и интегральные показатели первичной продукции. Обсуждаются достоинства и слабые стороны традиционной номенклатурной и нумерической систем разделения водоемов. Общий размах годовых величин первичной продукции планктона ( $\Sigma \Sigma A$ ) достигает более четырех порядков — от  $1 \text{ ккал/м}^2$  в одном из озер Земли Франца-Иосифа до  $30 \cdot 10^3 \text{ ккал/м}^2$  в рыбоводных прудах Индии. По величинам  $\Sigma \Sigma A$  можно выделить в настоящее время около 8 категорий вод. Библиогр. 10 назв. Ил. 1. Табл. 1.

**Абакумов В. А.** Продукционные аспекты биомониторинга пресноводных экосистем // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 51—61.

Продукционно-энергетический подход является необходимой основой конкретных гидробиологических методов оценки состояний пресноводных экосистем, позволяющих в отличие от традиционных методов устанавливать естественные, а не конвенционные границы между различными состояниями экосистем. Основные положения продукционно-энергетического направления служат надежной базой анализа изменений состояния пресноводных экосистем под воздействием антропогенных факторов. Совместное применение методов и представлений продукционно-энергетического и популяционного подходов дает возможность получать адекватную оценку состояния экосистем, а также позволило установить ряд общих закономерностей изменения биоценозов под воздействием антропогенных факторов. Библиогр. 59 назв.

## УДК 577

**Гутельмахер Б. Л.** Понимание комплексности гидробиологических исследований // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 61—68.

Рассмотрены этапы комплексного изучения водоемов, которые выделены на основе господствующих методологий и концепций в отдельные периоды гидробиологических исследований. Первый этап характеризовался выяснением внешних черт водоемов, второй — изучением количественных связей между отдельными частями водных экологических систем и третий — вскрытием механизмов явлений, ответственных за индивидуальные свойства водоемов. Библиогр. 27 назв.

## УДК 577.47

**Лебедев Ю. М.** Свет как фактор среды, контролирующий развитие водорослей в водных экосистемах // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 69—82.

Речные экосистемы, как правило, не испытывают недостатка в питательных веществах. Поэтому развитие в них автотрофных сообществ регулируется светом. Приведено уравнение, описывающее эффективность утилизации солнечной радиации в подобных системах. Дана оценка нижней границы световой энергии, при которой еще возможен фотосинтез. В озерах, где развитие фитопланктона регулируется также биогенными элементами, эффективность утилизации солнечной энергии ниже. Отношение радиации в слое, где фотосинтез оптимален, к интенсивности падающей радиации в озерных экосистемах определяется плотностью популяции фитопланктона и ее физиологическим состоянием, которое характеризуется величиной  $AЧ$ . В водотоках, где автотрофные организмы представлены водорослями обрастаний, оптимальный фотосинтез возможен только в случае, если пленка обрастаний способна уловить максимально возможную долю солнечной энергии, т. е. она должна быть достаточно «оптически толстой». До сих пор не до конца ясно влияние на фотосинтез переменного светового поля, что имеет место при турбулентном перемешивании воды. Для перифитона на основании анализа некоторых частных случаев показано, что ответ на спад и подъем освещенности не адекватен. Библиогр. 47 назв. Ил. 1. Табл. 3.

**П а р п а р о в А. С.** Продукционные характеристики фитопланктона оз. Севан и их связь с процессами поглощения кислорода в гипolimниионе // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 82—90.

Рассмотрена связь первичной продукции планктона и биомассы фитопланктона с удельной скоростью потребления кислорода в воде у дна, а также соотношение между осаждением взвешенного вещества и его деструкцией в гипolimниионе. Библиогр. 28 назв. Ил. 2. Табл. 5.

УДК 591.5 591.044 577.42

**Г и г и н я к Ю. Г.** Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 91—97.

Определено решающее значение взаимосвязи светового и температурного воздействия на жизнедеятельность гидробионтов. Для обитателей тропиков, умеренных и полярных областей присущи свои температурные и световые границы существования. Приводится график, определяющий эти границы. Определенные верхние летальные температуры для гидробионтов из пресных водоемов с различным тепловым режимом оказались для ракообразных 32—42 °С, моллюсков 37—46, пиявок 35—38, личинок стрекоз 36—45, водных жуков и полужесткокрылых 36—44, рыб 28—42 °С. Действительные границы существования гидробионтов, как правило, ниже этих пороговых величин на 3—5 °С. Совокупное действие света и температуры при сочетании с трофическим фактором в конечном итоге определяет светотемпературные пределы существования гидробионтов, что позволяет прогнозировать возможность их выживания в обычных и экстремальных условиях. Библиогр. 11 назв. Ил. 6.

УДК 577.472(28) + 574.4.561.581

**М и х е е в а Т. М.** Величины индекса Стокнера для современной планктонной и ископаемой диатомовой флоры озер разного трофического статуса и их пригодность в качестве индикаторов эвтрофирования водоемов // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 98—109.

На основании многолетних исследований соотношения бесшовных пеннатных (Araphidipeae) и центрических (Centrales) диатомовых водорослей в современной планктонной и ископаемой диатомовой флоре озер разного трофического статуса (мезотрофного оз. Нарочь, эвтрофного оз. Мястро и высокоэвтрофного оз. Баторино, Белорусская ССР), а также обзора литературных данных показано, что это соотношение (индекс Стокнера —  $A/C$ ) закономерно изменяется в чрезвычайно широких пределах не только в разных озерах, но и в одном и том же озере, и не обнаруживает в отличие от абсолютных величин численности указанных групп положительной связи со средневегетационным содержанием общего фосфора. Эти различия не объясняются и величинами щелочности воды, которая в указанных озерах в течение года укладывается в узкие пределы: 2.13—2.95 (мг · экв.)/л. Сделан вывод об абсолютной неинформативности индекса Стокнера и его непригодности для оценки трофического состояния водоемов или процесса их эвтрофирования. Библиогр. 22 назв. Ил. 1. Табл. 4.

УДК 577.472

**О с т а п е н я А. П.** Соотношение между взвешенным и растворенным органическим веществом в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 109—115.

Соотношение между взвешенным (ВОВ) и растворенным (РОВ) органическим веществом закономерно связано с интенсивностью продукционных процессов и уровнем загрязнения водных экосистем. С возрастанием трофности водоема и уровня загрязнения соотношение РОВ/ВОВ снижается. Библиогр. 26 назв. Ил. 3. Табл. 2.

**Потаенко Ю. С.** Основные итоги микробиологических исследований на озерах Белоруссии // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 116—126.

По многолетним режимным исследованиям численности и биомассы бактериопланктона оценивается значение этих параметров в озерах различных биологических типов, прослеживается размах колебаний в сезонной и многолетней динамике основных характеристик бактериальных сообществ планктона. По результатам экспедиционных комплексных исследований 156 озер Белоруссии дается ориентировочная классификация озерного фонда БССР по уровню развития бактериопланктона и удельному весу его в структуре сообщества пелагиали различных групп озер. Библиогр. 23 назв. Ил. 4. Табл. 5.

УДК 579.68.(285.2)

**Инкина Г. А.** Бактерии, ассоциированные с частицами взвеси, и бактериальные микроколонии в воде озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 126—135.

Проведено изучение количества микроскопических частиц взвеси, численности бактерий, ассоциированных с частицами взвеси, и бактериальных микроколоний в структуре микробного сообщества озер разного типа (Нарочь, Мястро, Баторино, Белорусская ССР). Установлено, что значительная часть микробной популяции Нарочанских озер (22—42 %) находится в агрегированном состоянии. Бактериальные микроколонии составили 45—56 % от числа частиц взвеси, а бактерии на них 31—57 % от их количества на взвеси. Библиогр. 29 назв. Ил. 4. Табл. 4.

УДК 595.383.3—113

**Павлютин А. П.** О трофической роли детрита (краткий обзор) // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 136—141.

Рассмотрены величины рационов, усвояемости, удельной скорости роста и эффективности использования усвоенной пищи на рост у водных животных, потребляющих детрит. Обсуждается вклад микрофлоры, ассоциированной с мертвым органическим веществом детрита, и его пищевая ценность. Библиогр. 38 назв. Табл. 1.

УДК 577.475

**Печень - Финенко Г. А.** Пищевая ценность детрита для морских планктонных животных // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 142—151.

Размеры частиц детрита, количественное его преобладание во взвеси, а также способность к агрегированию с бактериями позволили ряду авторов сделать выводы о возможности использования детрита как основного пищевого материала. С другой стороны, экспериментальные данные показали, что в условиях свободного выбора детрит потреблялся некоторыми животными в небольших количествах. Смешанное питание детрито-водорослевым кормом оказалось более эффективным. Несмотря на способность животных потреблять детрит в значительных количествах, нет оснований считать его полноценным кормом, способным в течение длительного времени обеспечивать энергетические потребности животных. Библиогр. 57 назв. Табл. 4.

**У м н о в А. А.** Метод оценки интенсивности потребления фосфора планктоном // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 152—156.

Разработана математическая модель процесса потребления фосфора планктоном, учитывающая выделение за время экспозиции потребленного фосфора в среду. На основе этой модели разработан метод расчета скорости потребления фосфора по данным о накоплении его радиоактивного изотопа, позволяющий оценить время оборота фосфора через среду и через планктон. Предложенный метод основывается на статистической обработке экспериментальных данных, что позволяет уменьшить влияние ошибок измерений на точность оценок. Библиогр. 5 назв. Ил. 3.

УДК 591.13 + 591.53 595.18

**Г а л к о в с к а я Г. А.** Обеспеченность пищей как регулятор скорости питания и продуцирования коловраток // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 157—173.

В широком диапазоне концентраций водорослей *Chlorella* sp. (1—244 млн. кл./мл) изучены в экспериментальных условиях рационы коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas. Опыты проведены при температурах 20, 25, 30, 35, 37 и 39 °С. При 20—35 °С зависимость рациона от концентрации пищи хорошо описывается формулой Ивлева, при 37 и 39 °С эта формула неприменима. С увеличением плотности коловраток во всем диапазоне рассматриваемых концентраций водорослей рацион уменьшается. Во всех случаях с увеличением концентрации корма происходит снижение эффективности роста. Величина прироста определяется пищевой обеспеченностью: наибольший прирост массы коловраток наблюдается при пищевой обеспеченности около 0.1 млн. кл./экз. С увеличением ее до 1.0 млн. кл./экз. прирост падает. Все экспериментальные популяции достигали максимальной численности при пищевой обеспеченности около 0.05 млн. кл./мл. Сделано предположение о том, что при кумулятивной оценке за период развития естественных популяций в водоеме средние значения рациона и эффективности роста не будут зависеть от концентрации пищи в единице объема благодаря регулирующему действию пищевой обеспеченности. Библиогр. 28 назв. Ил. 9. Табл. 3.

УДК 591.524.12 626.886(476)

**К а м л ю к Л. В.** Реакция сообщества зоопланктона на интенсификацию карповых прудов Белорусской ССР // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987 С. 173—183.

На основе многолетних исследований сообщества зоопланктона 46 опытных и 38 промышленных нагульных и выростных прудов Белоруссии выявлен характер зависимости его структурных и функциональных показателей (биомасса, продукция, *P/B*-коэффициенты) от степени интенсификации рыбоводного процесса и в первую очередь от плотности выращиваемой рыбы и нагрузок вносимых искусственных кормов. Показано, что стратегия поведения сообщества зоопланктона и его доминирующих популяций определяется совокупным действием верхних трофических звеньев (рыбами), а также особенностями связей зоопланктона с его пищевыми объектами. Библиогр. 36 назв. Ил. 4.

**Крючкова Н. М. Структура сообщества зоопланктона в водоемах разного типа //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 184—198.

В результате обобщения многолетних данных по количественному развитию зоопланктона в озерах разного трофического типа, рыбоводных, биологических очистных прудах, а также реках (главным образом, белорусских) выявлены различия в соотношении отдельных систематических групп планктонных животных в водоемах разного типа. Установлена связь между относительной ролью ветвистоусых, веслоногих раков и коловраток в общей численности зоопланктона и концентрацией фосфора. Обсуждаются вопросы, связанные с перестройкой структуры сообщества зоопланктона, возникающей при эвтрофировании водоемов. Библиогр. 59 назв. Ил. 3. Табл. 5.

УДК 577.472.

**Голубков С. М. Динамика индивидуальной продукции и типы роста у беспозвоночных животных //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 199—211.

Показано, что большинство известных случаев роста у беспозвоночных животных можно свести к двум основным типам: ювенильному и постэмбриональному. При ювенильном типе рост животного после достижения им половозрелости прекращается. При постэмбриональном типе рост массы тела животного происходит на протяжении всего постэмбрионального периода развития. В ювенильный период развития рост массы тела животных при обоих типах роста подчиняется параболической зависимости. На примере ракообразных животных рассмотрены соотношения между соматической и репродуктивной продукцией в репродуктивный период развития беспозвоночных животных. В репродуктивный период развития происходит резкое (в случае ювенильного типа роста) или постепенное (в случае постэмбрионального типа роста) замещение соматического роста генеративным. Генеративные продукты, как правило, отторгаются животными в процессе размножения. Показано, что во многих случаях этим можно объяснить замедление скорости роста массы тела беспозвоночных животных в репродуктивный период их развития. Библиогр. 27 назв. Ил. 3. Табл. 1.

УДК 593.1

**Хлебович Т. В. Скорость потребления кислорода простейшими //** Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 212—223.

Анализируется большой материал по определению скорости потребления кислорода у инфузорий и саркодовых, полученный разными авторами с применением одной и той же методики картезианских поплавков. Обобщение этого материала позволило выработать представление об уровне обмена веществ у этой группы организмов. Установлено, что для всех простейших нет единого среднего уровня энергетического обмена — для саркодовых характерен во много раз более низкий уровень энергетического обмена, чем для инфузорий. Библиогр. 40 назв. Ил. 3. Табл. 1.

**Крылов П. И.** Критическая и «поддерживающая» концентрации пищи пресноводных хищных копепод // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 223—233.

Рассмотрены полученные автором и имеющиеся в литературе зависимости суточных рационов хищных копепод от концентрации корма. Ранее при анализе подобных зависимостей основное внимание уделялось величинам максимального и «поддерживающего» (компенсирующего траты энергии на обмен) рационов. Сопоставлены величины критической ( $q_k$ ) и «поддерживающей» ( $q_r$ ) концентраций пищи, при которых достигаются указанные рационы. «Поддерживающая» концентрация науплиев копепод увеличивалась с ростом массы тела питающихся ими циклопов от 0.8 до 6.6, а инфузорий от 8.5 до 925 тыс. экз./л. Показано, что для этих двух типов жертв  $q_r = 40.91 (W_1/W_2)^{1.105}$ , где  $W_1/W_2$  — отношение масс тела хищника и жертвы. Критические концентрации пищи, полученные в опытах по питанию хищных копепод более крупными жертвами (копеподами и кладоцерами), также в значительной степени определяются отношением  $W_1/W_2$ . Однако малое число имеющихся данных затрудняет статистическую оценку характера этой зависимости. Библиогр. 38 назв. Ил. 3. Табл. 3.

**Финогенова Н. П.** Особенности роста некоторых видов олигохет на начальном этапе в условиях высококалорийного корма // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 233—238.

Рассматривается рост некоторых видов олигохет на начальном этапе в условиях питательного корма. Показано, что рост *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri* на активном иле и *Enchytraeus albidus* на картофельном пюре в первые 15—20 сут жизни может быть аппроксимирован экспоненциальной функцией времени. Приведены параметры этой функции для каждого вида. В дальнейшем рост этих видов характеризуется снижением удельной скорости. Библиогр. 16 назв. Ил. 3. Табл. 3.



**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА» МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ  
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА», В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ  
КНИГОТОРГОВ ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ**

*Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:*

**117192, Москва, Мичуринский пр., 12. Магазин «Книга — почтой»  
Центральной конторы «Академкнига»**

**197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7 Магазин «Книга —  
почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига»**

*или в ближайший магазин конторы «Академкнига», имеющий  
отдел «Книга — почтой»:*

- 480091, Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 («Книга — почтой»);**
- 370005, Баку, Коммунистическая ул., 51 («Книга — почтой»);**
- 232600, Вильнюс, ул. Университето, 4;**
- 690088, Владивосток, Океанский пр., 140 («Книга — почтой»);**
- 320093, Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 («Книга — почтой»);**
- 743001, Душанбе, пр. Ленина, 95 («Книга — почтой»);**
- 375002, Ереван, ул. Туманяна, 31;**
- 664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 289 («Книга — почтой»);**
- 420043, Казань, ул. Достоевского, 53;**
- 252030, Киев, ул. Ленина, 42;**
- 252142, Киев, пр. Вернадского, 79;**
- 252030, Киев, ул. Пирогова, 2;**
- 252030, Киев, ул. Пирогова, 4 («Книга — почтой»);**
- 277012, Кишинев, пр. Ленина, 148 («Книга — почтой»);**
- 343900, Краматорск Донецкой обл. ул. Марата, 1 («Книга —  
почтой»);**
- 660049, Красноярск, пр. Мира, 84;**
- 443002, Куйбышев, пр. Ленина, 2 («Книга — почтой»);**
- 191104, Ленинград, Литейный пр., 57;**
- 199034, Ленинград, Таможенный пер., 2;**
- 199004, Ленинград, 9 линия, 16;**
- 220012, Минск, Ленинский пр., 72 («Книга — почтой»);**
- 103009, Москва, ул. Горького, 19а;**
- 117312, Москва, ул. Вавилова, 55/7;**
- 630076, Новосибирск, Красный пр., 51;**
- 630090, Новосибирск, Морской пр., 22 («Книга — почтой»);**
- 142284, Протвино Московской обл., ул. Победы, 8;**
- 142292, Пушкино Московской обл., МР «В», 1;**
- 620161, Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);**
- 700000, Ташкент, ул. Ю. Фучика, 1;**
- 700029, Ташкент, ул. Ленина, 73;**
- 700700, Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;**
- 700185, Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 («Книга — почтой»).**